

***Drosophila melanogaster* POPULASYONLARINDA  
KROMOZOMAL İNVERSİYONLARIN İKLİM  
DEĞİŞİMİNE ADAPTASYON VE ÇEVRESEL  
STRESLERE VERİLEN CEVAP İLE İLİŞKİSİ**

**THE RELATIONSHIP OF CHROMOSOMAL  
INVERSIONS WITH ADAPTATION TO CLIMATE  
CHANGE AND THE RESPONSE TO ENVIRONMENTAL  
STRESS IN *Drosophila melanogaster* POPULATIONS**

**EZGİ ÇOBANOĞLU**

**DR. ÖĞR. ÜYESİ BANU ŞEBNEM ÖNDER**

**Tez Danışmanı**

Hacettepe Üniversitesi

Lisansüstü Eğitim-Öğretim ve Sınav Yönetmeliğinin

Biyoloji Anabilim Dalı için Öngördüğü

YÜKSEK LİSANS TEZİ olarak hazırlanmıştır.



## ÖZET

### ***Drosophila melanogaster* POPULASYONLARINDA KROMOZOMAL İNVERSİYONLARIN İKLİM DEĞİŞİMİNE ADAPTASYON VE ÇEVRESEL STRESLERE VERİLEN CEVAP İLE İLİŞKİSİ**

**Ezgi ÇOBANOĞLU**

**Yüksek Lisans, Biyoloji Bölümü**

**Tez Danışmanı: Dr. Öğr. Üyesi Banu Şebnem ÖNDER**

**Haziran 2022, 120 sayfa**

Kromozomal inversiyonlar birçok canlı grubunda tanımlanmıştır ve canlıların adaptif cevaplarına etkisi olduğu bilinmektedir. İversiyon frekanslarının popülasyonlarda zamansal ve mekânsal varyasyon göstermektedir. İklimsel ve coğrafi değişkenlerle ilişkilendirilebilen inversiyon polimorfizmleri bu sayede iklim değişiminin genetik etkilerinin takip edilebileceği belirteçler olarak önerilmektedir. İklim değişikliğinin en önemli etkilerinden birinin sıcaklık olduğu bilinmektedir. Kuraklık ve tuzluluk gibi çevresel değişkenler de iklim değişikliğinin neden olduğu önemli değişkenlerdendir. Hızlı ve güçlü bir şekilde değişen bu çevresel streslerle canlıların başa çıkması zorlaşacaktır. Bu nedenle kuraklık ve tuzluluk streslerinin şiddetli olduğu çevrelerde yaşayan popülasyonlarda bu streslere karşı lokal adaptasyonun varlığı, bu streslerle karşılaşmamış veya daha düşük şiddette karşılaşmış popülasyonlarda adaptif süreçlerin meydana gelebileceğini gösteren güçlü bir kanıt olarak kabul edilebilir.

Bu hipotezi test etmek için kurak, yarı-kurak ve nemli bölgelerden toplanmış beş doğal *Drosophila melanogaster* populasyonunda çevresel değişkenlerle yakından ilişkili olan *In(2L)t*, *In(3R)K* ve *In(3R)Payne* inversiyonlarının frekansı hesaplanmış ve bu populasyonların soy hatlarının susuzluk toleransı ile farklı tuz konsantrasyonlarında ergin öncesi gelişim süreleri ve yaşayabilirlikleri ölçülmüştür. Elde edilen verilerle iklimsel ve coğrafi değişkenlerle genotip ve fenotipik karakterlerin ilişkisi analiz edilmiştir. Böylece, inversiyonlar ile kuraklık ve tuzluluk stresleri arasındaki ilişkinin araştırılması hedeflenmiştir.

Sonuçlar *In(2L)t* inversiyonu ile susuzluk toleransı arasında anlamlı bir ilişki ortaya koymuştur. İversiyonu taşıyan soy hatları susuzluk stresi ile daha iyi başa çıkmışlardır. Ayrıca susuzluk toleransı ve sıcaklık değişkeni arasında pozitif, nem ve boylam arasında negatif bir ilişki bulunmuştur. *In(2L)t* inversiyonu da susuzluk toleransı süresi ilişkisini açıklayacak şekilde, ortalama aylık sıcaklık arttıkça frekansının arttığı bulunmuştur. *In(3R)P* inversiyonu güçlü bir rakımsal klin göstermiş, rakım arttıkça inversiyon frekansı azalmıştır. Araştırılan inversiyonlarla tuz toleransı arasında bir ilişki bulunamamıştır.

**Anahtar Kelimeler:** *Drosophila melanogaster*, kromozomal inversiyonlar, iklim değişimi, susuzluk toleransı, tuz toleransı, gelişim süresi, yaşayabilirlik

## **ABSTRACT**

### **THE RELATIONSHIP OF CHROMOSOMAL INVERSIONS WITH ADAPTATION TO CLIMATE CHANGE AND THE RESPONSE TO ENVIRONMENTAL STRESS IN *DROSOPHILA MELANOGASTER* POPULATIONS**

**Ezgi OBANOĐLU**

**Master of Science, Department of Biology**

**Supervisor: Assist. Prof. Dr. Banu Őebnem NDER**

**June 2022, 120 pages**

Chromosomal inversions have been described in many organisms and are known to affect the adaptive responses of organisms. Inversion frequencies show spatial and temporal variations in populations. Inversion polymorphisms, which can be associated with climatic and geographical variables, are suggested as markers through which the genetic effects of climate change can be followed. It is known that one of the most important effects of climate change is temperature. Environmental variables such as drought and salinity are also important variables caused by climate change. It will be difficult for organisms to cope with these rapid and strong environmental changes. Therefore, the existence of local adaptation in populations living in environments where aridity and salinity stresses are severe can be considered as strong evidence that adaptive processes may occur in populations that have lesser or not encountered these stresses.

To test this hypothesis, the frequency of *In(2L)t*, *In(3R)K* and *In(3R)Payne* inversions, which are closely related to environmental variables, was calculated in five natural populations of *Drosophila melanogaster* collected from arid, semi-arid and humid regions. Additionally, the desiccation tolerance and the development time and survival at different salt concentrations were measured of these populations. The relationship between climatic and geographical variables and genotype and phenotypic characters was analyzed. Thus, it was aimed to investigate the relationship between inversions and aridity, and also salinity stress.

The results revealed a significant relationship between *In(2L)t* and desiccation tolerance. Lines carrying the inversion coped better with desiccation stress. In addition, desiccation tolerance shows a positive relationship with temperature and a negative relationship with humidity and longitude. The positive relationship between desiccation tolerance, *In(2L)t* and temperature is in concordance with the positive relationship between *In(2L)t* frequency and average monthly temperature. *In(3R)P* inversion showed a strong altitudinal cline, where the inversion frequency decreasing as the altitude increased. No relationship was found between the inversions and salt tolerance.

**Keywords:** *Drosophila melanogaster*, chromosomal inversions, climate change, desiccation tolerance, salt tolerance, development time, survival.

## TEŞEKKÜR

Sadece beni sürekli merak etmeye ve soru sormaya yönlendiren akademik etkisiyle değil; her zaman aileden hissettirdiği, her türlü derdimde veya sorunumda yanımda olduğu, her zaman iyi ve doğru bir kadın olmamda yaptığı her şeyde rol modelim olduğu için çok değerli danışman hocam Banu Şebnem ÖNDER'e çok teşekkür ederim. Benim için her zaman en iyisini istediğine yürekten inanıyorum ve bunun için elinizden gelen her şeyi yaptığınız için çok teşekkür ederim.

Çalışmalarım boyunca bana her zaman yardımcı olan, hep anlayan ve bütün nazımı çeken, bana her zaman farklı bakış açısı sunan ve tezim sırasında yaşanan bütün aksiliklere rağmen desteklerini hiç esirgemeyen çalışma arkadaşlarım Şenel Selin ŞENKAL'a, Doğuş CAN'a, Ece Nur ÖZALP'e çok teşekkür ederim. Bu alanda ve hayatta tecrübe edindikleri her şeyi benimle paylaşan, birçok çalışmada beraber yer aldığımız için çok mutlu olduğum, çok şey öğrendiğim ve bu tezi daha kolay bir şekilde yazmamda yardımcı olan Seda COŞKUN'a, Ekin DEMİR'e ve Cansu Fidan AKSOY'a çok teşekkür ederim.

Yeri geldiğinde deneylerimde yardımcı olan, yeri geldiğinde bütün huysuzluğumu çeken, yeri geldiğinde bütün isyan bayraklarını çektiğimde bana güç ve kuvvet veren, yeri geldiğinde beklediğim deney sonuçlarını aldığımda benimle heyecanlanan, yeri geldiğinde bana dost, arkadaş olan, elinden gelen bütün desteği bana gösteren değerlim Teksen TÜGEN'e çok teşekkür ederim.

Bütün tez aşamalarımda benimle üzümlü sevinen, ihmal ettiğim için bana kızan ama her zaman büyük destek gördüğüm Elif Nur ve Uğur TÜLÜ'ye, Damla Sena ERCAZİP'e, May BABİKER'e ve Bekir ŞİMŞEK'e çok teşekkür ederim.

Bugün bu teşekkürü yazıyor olmamın en büyük mimarı olan, bana her zaman inanan, tüm kalbiyle bana güvenen, her zaman güçlü bir kadın nasıl olur bana öğreten, beni ben yapan, her düşüğümde ellerimden tutarak, kanatları altında beni sarıp sarmalayan ve ayağa kaldıran, her şeyimde olduğu gibi bu tezi yazarken de çok zorlandığım anlarda bana her zaman destek olan en kıymetlim, CANIM ANNEME sonsuz teşekkür ederim.

Benim küçük kardeşim olmasına rağmen çoğunlukla bana ablalık yapan, benim her zaman sonsuz destekçim olan, koyverdiğim zamanlarda en büyük gücü aldığım ve toparlandığım canım kardeşim, minik prensesim İDİL'İME çok teşekkür ederim.

Sultanım, melek ANNEANNEME bütün emekleri için çok teşekkür ederim. Her zaman bizimlesin.

Bu çalışmayı, 120Z923 no'lu proje ile destekleyen TÜBİTAK Temel Bilimler Araştırma Grubu'na teşekkür ederim.

# İÇİNDEKİLER

ÖZET .....	i
ABSTRACT.....	iii
TEŞEKKÜR .....	v
ŞEKİLLER .....	viii
ÇİZELGELER .....	x
SİMGELER VE KISALTMALAR.....	xi
<b>1. GİRİŞ.....</b>	<b>1</b>
<b>2. GENEL BİLGİ .....</b>	<b>5</b>
2.1. Kromozomal İnversiyonlar .....	5
2.2. Kromozomal İnversiyonların Adaptif Önemi ve İklim Değişimiyle İlişkisi.....	7
2.3. İklim Değişimi ve Abiyotik Etkileri .....	13
2.4. İklim Değişimi ve Canlılar Üzerindeki Etkisi .....	14
2.5. Canlılarda Stres Toleransı .....	16
2.5.1. Susuzluk Toleransı.....	18
2.5.2. Tuz Toleransı.....	21
<b>3. MATERYAL VE METOT.....</b>	<b>23</b>
3.1. Kullanılan Populasyonlar .....	23
3.1.1 Soy Hatlarının Kültürünün Yapılması .....	25
3.2. Moleküler Çalışmalar .....	25
3.2.1. DNA izolasyonu .....	25
3.2.2. Kromozomal İnversiyonların Amplifikasyonu .....	25
3.2.2.1. <i>In(2L)t</i> İnversiyonunun Amplifikasyonu.....	26
3.2.2.2. <i>In(3R)K</i> İnversiyonunun Amplifikasyonu .....	26
3.2.2.3. <i>In(3R)Payne</i> inversiyonunun amplifikasyonu .....	27
3.3. Susuzluk Toleranslarının Ölçülmesi .....	27
3.4. Soy Hatlarının Farklı Tuz Konsantrasyonlarında Gelişim Süresinin İncelenmesi .....	29
3.5. İstatistiksel Analizler.....	31
3.5.1. İnversiyon Frekanslarının Analizi .....	31
3.5.4. Soy Hatlarının Susuzluk Toleransının Analizi .....	31
3.5.5. Farklı Tuz Konsantrasyonlarında Gelişim Süresinin Analizi .....	32
3.5.6. Farklı Tuz Konsantrasyonlarında Yaşayabilirlik Analizi.....	34
3.5.5. Fenotipik verilerin, inversiyonların ve iklimsel/coğrafi verilerle ilişkilerinin birbirleriyle analizi .....	34



<b>4. BULGULAR</b> .....	<b>37</b>
4.1. Moleküler Çalışmalar .....	37
4.1.1. <i>In(2L)t</i> İncersiyonu.....	37
4.1.2. <i>In(3R)K</i> İncersiyonu .....	38
4.1.3. <i>In(3R)P</i> İncersiyonu .....	39
4.2. Soy hatlarının Susuzluk Toleransının Ölçülmesi.....	40
4.3. Farklı Tuz Konsantrasyonlarında Gelişim Sürelerinin Ölçülmesi .....	42
4.4. Yaşayabilirlik.....	47
4.4. Fenotipik Verilerin, İncersiyonların ve İklimsel/Coğrafi Değişkenlerin Birbirleriyle İlişkilerinin Analizi .....	50
<b>5. TARTIŞMA</b> .....	<b>59</b>
<b>KAYNAKLAR</b> .....	<b>67</b>
<b>EKLER</b> .....	<b>85</b>
Çizelge Ek1. Soy hatlarına ait eşey ayrı ortalama susuzluk toleransı sürelerini gösteren betimleyici istatistikler. ....	85
Çizelge Ek2. Soy hatlarının farklı tuz konsantrasyonlarında yumurtadan pupaya (Y- P), eşey ayrı yumurtadan ergine (Y-E) ve pupadan ergine (P-E) ortalama gelişim süresi (dakika) ve standart sapma değerlerini, soy hattı sayılarının (N) ortalama gelişim süresinin betimleyici istatistiklerini gösteren çizelge. ....	87
Çizelge Ek3. Soy hatlarının farklı tuz konsantrasyonlarında yumurtalardan gelişen pupa ve ergin sayıları ile yüzde olarak yaşayabilirliklerini ve soy hatlarının genotipini gösteren çizelge. ....	97

## ŞEKİLLER

Şekil 2. 1. Kromozomal inversiyonların homokaryotip standart, homokaryotip inversiyon ve heterokaryotip olarak gösterimi.....	6
Şekil 2. 2. <i>Drosophila bipectinata</i> 'nın üçüncü kromozomundaki heterokaryotip bir parasentrik inversiyonda meydana gelen ilmek gösterilmektedir .....	6
Şekil 2. 3. <i>D. melanogaster</i> 'in 2. kromozomundaki <i>In(2L)t</i> inversiyonun bölgesinin kapsadığı <i>α-Gpdh</i> genini, 3. kromozomdaki <i>In(3R)Payne</i> inversiyonun bölgesinin kapsadığı <i>hsr-omega</i> genini, <i>DMU25686</i> ve <i>AC008193</i> mikrosatelitleri gösteren şekil	12
Şekil 2. 4. 2019 yılına ait Dünya kuraklık haritası.....	14
Şekil 2. 5. Canlıların abiyotik faktörlerle karşılaştıklarında verecekleri cevapları ve limitlerini gösteren grafik .....	17
Şekil 3. 1. Çalışmada kullanılan populasyonların toplandıkları bölgedeki kuraklık katsayılarının gösterimi. ....	23
Şekil 3. 2. Susuzluk toleransı ölçümü için hazırlanan cam tüpler. ....	29
Şekil 3. 3. Farklı tuz konsantrasyonlarında gelişim süresi belirlenmesi için kullanılan yumurta toplama kafesleri ve agar dökülmüş petripler. ....	30
Şekil 4. 1. Soy hatlarına ait eşey ayrı ait susuzluk toleranslarını saat olarak veren kutu grafiği. Eşey ayrı populasyonlar arası ikili karşılaştırma (Tukey testi) sonuçları grafiğin üstündeki harflerle gösterilmektedir Bar üzerinde soy hattının medyan değeri çizgi ile gösterilmektedir. Soy hatlarının çeyrekler arası aralığı ile minimum ve maksimum değerler özetlenmiştir. KU; Kulu, HA; Harran, CHR; Çatalharman, YE; Yeşilöz ve CH; Çamlıhemşin populasyonlarını temsil etmektedir. ....	42
Şekil 4. 2. Populasyonların farklı tuz konsantrasyonu bulunan besiyerlerinde (A) yumurtadan pupaya (Y-P), (B) yumurtadan ergine (Y-E) ve (C) pupadan ergine (P-E) gelişim süresini (dakika) ve verilerin dağılımını gösteren grafik .....	46
Şekil 4. 3. <i>In(2L)t</i> inversiyonunu taşıyan ve taşımayan soy hatlarında, eşey ayrı susuzluk toleransı süresi (saat) arasındaki farkı gösteren grafik .....	52
Şekil 4. 4. <i>In(3R)P</i> inversiyonunu taşıyan ve taşımayan soy hatlarına ait, %3 tuz konsantrasyonunda P-E gelişim süreleri arasındaki ilişkiyi gösteren grafik .....	53
Şekil 4. 5. <i>In(3R)K</i> inversiyonunu taşıyan ve taşımayan soy hatlarına ait, %3 tuz konsantrasyonunda Y-P yaşayabilirlik yüzdeleri arasındaki farkı gösteren grafik .....	54
Şekil 4. 6. <i>In(3R)K</i> inversiyonunu taşıyan ve taşımayan soy hatlarına ait, %2 tuz konsantrasyonunda P-E yaşayabilirlik yüzdeleri arasındaki farkı gösteren grafik. ....	55

**Şekil 4. 7.** Hem dişilerin hem de erkeklerin susuzluk toleransı süresi ile ortalama sıcaklık (üstte), ortalama maksimum sıcaklık (ortada) ve boylam (altta) değişkenleri arasında gerçekleştirilen S tipi regresyon modelini gösteren grafikler. ....57

## ÇİZELGELER

<b>Çizelge 3. 1.</b> <i>D. melanogaster</i> populasyonlarının toplandığı bölgelerin coğrafi ve toplandıkları yıl ve aya ait iklimsel ve klinal değerleri gösteren çizelge .....	24
<b>Çizelge 4. 1.</b> Populasyonların <i>In(2L)t</i> inversiyonunu heterokaryon, homokaryon olarak ve homokaryon standart (inversiyon taşımayan) olarak populasyonlardaki frekansı. ...	38
<b>Çizelge 4. 2.</b> Populasyonların <i>In(3R)K</i> inversiyonunu heterokaryon, homokaryon olarak ve homokaryon standart (inversiyon taşımayan) olarak populasyonlardaki frekansı. ...	39
<b>Çizelge 4. 3.</b> Populasyonların <i>In(3R)P</i> inversiyonunu heterokaryon veya homokaryon olarak ve homokaryon standart (inversiyon taşımayan) olarak populasyonlardaki frekansı. ....	39
<b>Çizelge 4. 4.</b> Populasyonlara ait eşey ayrı ve eşey karışık ortalama susuzluk toleransı süreleri (saat) ve standart sapmaları (SS), soy hattı sayıları, örneklem sayıları (N) ve varyasyon katsayıları. ....	41
<b>Çizelge 4. 5.</b> Populasyonların farklı tuz konsantrasyonlarında yumurtadan pupaya (Y-P), yumurtadan ergine (Y-E) ve pupadan ergine (P-E) ortalama gelişim süresi (dakika) ± standart sapma (SS) değerlerini ve Y-E için eşey verilerini gösteren çizelge. ....	44
<b>Çizelge 4. 6.</b> Populasyonların farklı tuz konsantrasyonlarında yumurta sayıları, yumurtalardan gelişen pupa ve ergin sayıları ile yüzde olarak yaşayabilirliklerini gösteren çizelge. KU: Kulu, HA:Harran, CHR:Çatalharman, YE:Yeşilöz ve CH:Çamlıhemşin populasyonlarını temsil etmektedir. ....	48
<b>Çizelge 4. 7.</b> Coğrafi ve iklimsel değişkenler ile inversiyonlar arasındaki korelasyon analizleri (* $p<0.05$ ; ** $p<0.001$ ; *** $p<0.0001$ ). ....	56
<b>Çizelge 4. 8.</b> Susuzluk toleransı ile inversiyonlar arasındaki korelasyon analizleri (* $p<0.05$ ; ** $p<0.001$ ; *** $p<0.0001$ ).....	56

## SİMGELER VE KISALTMALAR

SS	Standart Sapma
N	Örneklem Sayısı
Y-P	Yumurtadan Pupaya
Y-E	Yumurtadan Ergine
P-E	Pupadan Ergine
KU	Kulu Populasyonu
YE	Yeşilöz Populasyonu
ÇHR	Çatalharman Populasyonu
ÇH	Çamlıhemşin Populasyonu
HA	Harran Populasyonu
PZR	Polimeraz Zincir Reaksiyonu



# 1. GİRİŞ

Kromozomda bir bölgenin iki noktasından koparak bölgenin ters çevrilerek aynı yere yapışmasıyla meydana gelen kromozomal inversiyonlar, Sturtevant (Sturtevant, 1919) sayesinde *Drosophila*'da keşfedilmiştir. Bu keşifle birlikte diğer birçok canlı grubunda da tespit edilen inversiyonların (Hoffmann ve ark., 2004; Puig ve ark., 2015; Huang ve Rieseberg, 2020), canlılarda heterokaryon olarak bulunduğu rekombinant gametler üzerinde güçlü bir etki göstermektedir (Sturtevant, 1917; Payne, 1924). Bu etki, mayozda krossover sonrasında inversiyonu taşıyan (inverted) ve inversiyonu taşımayan (standart) kromozoma sahip gametlerin hayatta kalabilmesidir. Bu nedenle homolog kromozomlar arasındaki gen akışını önemli ölçüde azalmasına/engellenmesine yol açmaktadır (Payne, 1924; Chovnick, 1973; Kapun ve Flatt., 2019; Durmaz ve ark., 2020). Diğer yandan, inversiyon sıklıklarının populasyonlarda zamana ve mekana göre varyasyon göstermesi (Aulard ve ark., 2002; Solé ve ark., 2002; Weeks ve ark., 2002; Ananina ve ark., 2004; Anderson ve ark., 2005; Etges ve Levitan, 2008; Fouet ve ark., 2012; Rodríguez-Trelles ve ark., 2013; Kapun ve ark., 2016; Önder ve ark., 2019; Kapun ve Flatt., 2019) sayesinde, birçok adaptif cevapla ilişkili olduğu ortaya konmuştur (Hoffmann ve ark., 2004; Kapun ve Flatt, 2019; Huang ve Rieseberg, 2020). Sıcaklık, yağış ve nem gibi çevresel faktörler ve klinal varyasyon sergileyen inversiyon polimorfizmlerinin (Hoffmann ve ark., 2004; Kapun ve ark., 2014; Rane ve ark., 2015), son yıllarda canlıların iklim değişimine verdikleri adaptif bir cevap olarak yorumlanmaktadır (Galludo ve ark., 2018). Bu hipotezi destekleyen uzun dönem takip çalışmaları literatürde mevcuttur (Solé ve ark., 2002; Anderson ve ark., 2005; Etges ve Levitan, 2008). Bu çalışmalar aynı bölgeden birkaç yıl toplanan populasyonlarla gerçekleştirilerek veya daha önce gerçekleştirilen çalışmalardan veriler kullanılarak karşılaştırmalı olarak yapılmaktadır.

İnversiyonlar birçok fenotipik karakter üzerinde etkilidir (Hardikar ve B. Nath, 2001; Colombo, 2002; Hoffmann ve ark., 2004; Hoffmann ve Rieseberg, 2008; Fouet ve ark., 2012; Lowry ve Willis, 2012; Singh, 2020). *Drosophila* cinsinde oldukça inversiyonların oldukça yaygın bulunması, frekanslarının ve dağılımlarının zamana ve mekana göre varyasyon göstermesi özellikleri sayesinde model organizma olarak çalışılmaktadır (Solé ve ark., 2002; Rane ve ark., 2005; Balanya ve ark., 2006, 2009; Galludo ve ark., 2018). Bu sayede, *Drosophila* kullanılarak yapılan çalışmalardan elde edilen bilgiler, iklim değişiminin diğer canlılar üzerindeki etkilerini öngörmemizi sağlayabilir (Rezende ve ark., 2010; Rane ve ark., 2015). Bu perspektifte bakıldığında, model organizma

kullanılarak hem iklimsel parametrelerle inversiyon frekanslarının ilişkisi hem de inversiyon polimorfizmlerinin fenotipik karakterle adaptif cevaplarının ilişkisi değerlendirilerek elde edilen bilgiler ışığında, değişen iklime diğer canlıların genotipik ve fenotipik cevaplarının anlaşılması sağlanabilir. Tüm bu bilgilere rağmen, seçilimsel olarak da korunduğu bilinen kromozomal inversiyonların (Andolfatto ve Kreitman, 2000) canlılara sağladıkları avantaj veya dezavantajlar hakkında bilgimiz bunlarla kısıtlıdır.

İklim değişimi etkisiyle çevre sürekli olarak değişmektedir (Wingfield, 2013) ve bu nedenle küresel çapta mevsimlerin, ekosistemlerin ve habitatların değişmesiyle sonuçlanmaktadır. Artan sıcaklıkla birlikte ekstrem hava koşulları, kuraklık, tuzluluk gibi abiyotik faktörlerin de etkisini arttıracığı öngörülmektedir (Várallyay, 1994; Bellard ve ark., 2012; Young ve ark., 2015). Dolayısıyla canlılar iklim değişimi nedeniyle fizyolojilerini (Walther ve ark., 2002), dağılımlarını ve bolluklarını (Hughes, 2000a; Walther ve ark., 2002; Thomson, 2016), fenolojilerini (Walther ve ark., 2002; Both ve ark., 2006) değiştirmek zorunda kalacaklardır. Bu değişimlerle başa çıkabilen veya adaptif cevaplar verebilen canlılar hayatta kalırken, adapte olamayan canlılar için yok oluşlar kaçınılmaz olacaktır (Hughes, 2000a; Parmesan, 2006; Bellard ve ark., 2012). Tüm bunlar göz önünde bulundurulduğunda, canlıların bu değişen çevre koşullarına karşı oldukça ciddi stres faktörleriyle karşı karşıya kalacakları düşünülmektedir (Hughes, 2000a; Albers ve Bradley, 2006; Bakker ve ark., 2010). Bu nedenle, canlıların stres faktörlerine verecekleri yanıtlar mevcut tolerans aralıklarına, tolerans kapasitelerine ve dirençle ilişkili genetik varyasyonların varlığına bağlıdır (Réale ve ark., 2003; Bakker ve ark., 2010; Kellermann ve ark., 2012).

Küresel ısınmanın neden olacağı en önemli krizlerden biri olan su, canlıların hayatta kalma başarılarını (Van Herrewege ve David, 2016), dağılımlarını (Kellermann ve ark., 2018) ve iç dengelerini etkileyen oldukça önemli bir faktördür. Susuzluk toleransı da soğuk ve kurak iklim koşullarında canlıların hayatta kalmalarını sağlayan bir karakterdir (Hoffmann ve Harshman, 1999). Dolayısıyla susuzluk toleransı, kurak habitatlara adaptasyonla ilişkilendirilmiştir (Hoffmann ve Harshman, 1999; Rajpurohit ve ark., 2018). Birçok *Drosophila* cinsinde klinal varyasyon gösterdiği kanıtlanan susuzluk toleransının (Karan ve Parkash, 1998; Sørensen ve ark., 2005; Gilchrist ve ark., 2008), iklim değişiminin artan kuraklık sebebiyle canlılara büyük avantaj sağlayacağı tahmin edilmektedir.



Su stresinin bir sonucu olarak karasal ve sucul ekosistemlerde artış göstermekte olan NaCl, canlıların osmoregülasyonu ve nöral işleyiş gibi fizyolojik fonksiyonlar için (Russell ve ark., 2011), iç sıvılarının, metabolizmalarının ve su, osmotik basınç, dehidrasyon dengesinin sağlanmasında oldukça önemlidir (Velasco ve ark., 2019). Diğer yandan sodyum ve klor canlıların sindirim sistemleri için gereklidir (Niewalda ve ark., 2008). Bu nedenle iklim değişimiyle birlikte meydana geleceği düşünülen (Várallyay, 1994) çevredeki tuz miktarının artışı sebebiyle canlıların bundan oldukça etkileneceği tahmin edilmektedir. Tuz toleransı birçok bitkide (Magistad ve ark., 1943; Zhu, 2001; Parida ve Das, 2005; Ashraf ve Orooj., 2006) ve bazı sucul canlılarda (Vanessa ve ark., 2014) çalışılmıştır. Fakat diğer organizmaların tuz toleransı hakkında bilgilerimiz oldukça kısıtlıdır.

Bu çalışmada kurak, yarı kurak ve nemli beş coğrafi bölgeden toplanmış doğal *Drosophila melanogaster* populasyonlarının taşıdıkları *In(2L)t*, *In(3R)K* ve *In(3R)Payne* inversiyonlarının fenotipik karakterler olan susuzluk toleransı süresi, farklı tuz konsantrasyonlarında gelişim süresi ve yaşayabilirlikleriyle bir ilişkili olabileceği hipotezi kurulmuştur. Bu perspektifte, populasyonlara ait soy hatlarının üç inversiyon bakımından frekansları, susuzluk toleransı süresi, %0-%2-%3 tuz konsantrasyonlarında gelişim süresi ve yaşayabilirlikleri araştırılmıştır. Ayrıca elde edilen verilerle iklimsel ve coğrafi değişkenlerle ilişkisi olup olmadığı incelenmiştir.

Elde edilen sonuçlara göre, *In(2L)t* inversiyonunu taşıyan soy hatlarının, taşımayan soy hatlarına göre susuzluk direncinin daha yüksek olduğu bulunmuştur. Yani, *In(2L)t* inversiyonu barındıran soy hatlarının susuzluk koşullarında daha uzun süre hayatta kaldıkları belirlenmiştir. Susuzluk toleransının iklimsel ve coğrafi değişkenlerle ilişkisinin anlaşılabilmesi için gerçekleştirilen analizler sonucunda ise; ortalama sıcaklık ve ortalama maksimum sıcaklık değişkenleriyle ile pozitif yönde ilişkisi olduğu bulunmuştur. Yani, ortalama sıcaklık ve ortalama maksimum sıcaklık arttığında susuzluk toleransı süresi de artış göstermektedir. *In(2L)t* inversiyon frekansının da ortalama sıcaklık arttığında artış gösterdiği elde edilmiştir. Ayrıca aylık ortalama nem ve aylık toplam yağış değişkenleriyle de negatif ilişkisi olduğu belirlenen susuzluk toleransı süresinin, literatürde canlıların kurak habitatlara adaptasyonu ile ilgisi olduğunu doğrulamaktadır. Ayrıca susuzluk toleransı coğrafi değişkenlerden olan boylam ile negatif bir ilişkisi olduğu bulunmuştur. *In(3R)Payne* inversiyonunu taşıyan soy hatlarının da, taşımayanlarla kıyaslandığında ortamda yüksek miktarda tuz bulunması (%3 tuz

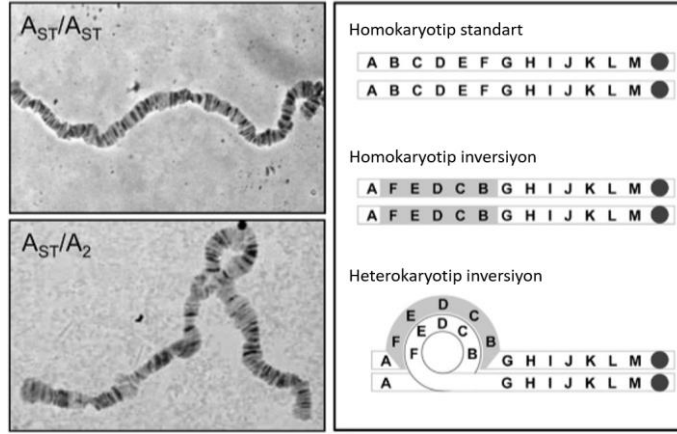
konsantrasyonu) halinde, pupadan ergine gelişim süresinin azaldığı belirlenmiştir. Diğer yandan güçlü bir rakımsal klin gösterdiği kanıtlanmıştır. Rakım azaldıkça inversiyon frekansı artış göstermektedir. Ortamda tuz bulunmaması durumunda, yumurtadan ergin gelişim süresinin, ortalama sıcaklık değişkeniyle negatif ilişki gösterdiği gösterilmiştir. *In(3R)K* inversiyonunu heterokaryon olarak taşıyan soy hatlarının ise, %3 tuz konsantrasyonunda Y-P daha az yaşayabilirlik (%) gösterdiği, %2 tuz konsantrasyonunda P-E ise daha yüksek yaşayabilirlik (%) gösterdiği bulunmuştur.

## 2. GENEL BİLGİ

### 2.1. Kromozomal İnversiyonlar

İnversiyonlar, kromozomun bir parçasının 180° dönüp, aynı bölgeye tekrar yapışmasıyla meydana gelen bir yapısal mutasyondur (Rezende ve ark., 2010) (Şekil 2.1). İversiyonlar kromozomlarda homokaryotip/homokaryon inversiyon (kromozomun iki homologunda da aynı inversiyonlu bölgeyi barındıran), heterokaryotip/heterokaryon inversiyon (kromozomun sadece bir homologunda inversiyonlu bölgeyi barındıran) olarak bulunabilir. Kromozomun iki homologunda da inversiyon barındırmaması durumunda homokaryotip standart kromozom olarak isimlendirilir (Şekil 2.1). Kromozomal inversiyon bölgeleri, parasentrik (sentromerin dahil olmadığı inversiyonlar) ve perisentrik (sentromerin dahil olduğu inversiyonlar) olarak ikiye ayrılırlar (Kirkpatrick, 2010). Diğer kromozomal mutasyonlardan farklı olarak inversiyonlar, heterokaryon olarak bulduklarında rekombinasyon sırasında güçlü bir etki gösterirler. Bu etki, parasentrik inversiyonlarda asentrik (sentromer taşımayan) veya disentrik (iki sentromer taşıyan) (Kapun ve Flatt, 2019) ve delesyonlu (Wellenreuther ve Bernatchez, 2018) rekombinasyon ürünleri meydana getirmesiyle, perisentrik inversiyonlarda ise duplikasyonlu veya delesyonlu rekombinasyon ürünleri meydana getirmesiyle sonuçlanır. Bu nedenle, sadece inversiyon taşıyan veya inversiyon taşımayan gametler hayatta kalabilmektedir (Wellenreuther ve Bernatchez, 2018; Kapun ve Flatt, 2019). Diğer bir deyişle, heterokaryotip inversiyonlarda mayoz sırasında krossover (crossing over) sonrasında ya standart dizilime sahip ya da inversiyonlu kromatitler hayatta kalabilmektedir.

İnversiyonlar ilk defa, 1919'da Sturtevant tarafından *Drosophila* ile keşfedilmiştir (Sturtevant, 1919). Daha sonra Dobzhansky ve arkadaşlarının, *Drosophila pseudoobscura* ile yaptığı öncü çalışmalar, birçok canlıda kromozomal inversiyonlar hakkında elde edilen önemli bilgileri barındıran ve populasyon genetiği kavramını detaylandıran çalışmaların yolunu açmıştır (Dobzhansky ve Sturtevant, 1938; Kirkpatrick, 2010; Lavington ve Kern, 2017). Bu sayede, inversiyon frekanslarının populasyonlarda değişebildiğini bilmekteyiz. Ayrıca inversiyonlarla ilişkilendirilen karakterlerin de adaptif cevapları hakkında bilgilerimiz daha önce literatüre kazandırılmıştır (Weeks ve ark., 2002).



**Şekil 2. 1.** Kromozomal inversiyonların homokaryotip standart, homokaryotip inversiyon ve heterokaryotip olarak gösterimi (Görsel Rezende ve ark., 2010’den değiştirilerek alınmıştır).

Kromozomal inversiyonlar memeli (Pettenati ve ark., 1995; Rowley, 1998; Puig ve ark., 2015), bakteri (Hughes, 2000b) ve bitki (Huang ve Rieseberg, 2020) gibi canlı gruplarında tespit edilmiştir (Hoffmann ve ark., 2004). İversiyon tespitini sağlayan sitolojik yöntemler daha çok Diptera grubunda bulunan sineklerde kullanılmaktadır (Rezende ve ark., 2010). Çünkü bu canlılar hücre bölünmesi gerçekleştirilmeden tekrarlanan DNA replikasyonları ile dev kromozomlar olarak bilinen “Politen kromozom”ları oluşturmaktadır (Koller, 1935) ve heterokaryotiplerde meydana gelen ilmekler sayesinde inversiyonların ışık mikroskobu aracılığıyla kolaylıkla tanımlanması mümkündür (Dobzhansky ve Sturtevant, 1938; Kennison, 2008; Kapun ve Flatt, 2019) (Şekil 2.2).



**Şekil 2. 2.** *Drosophila bipectinata*’nın üçüncü kromozomundaki heterokaryotip bir parasentrik inversiyonda meydana gelen ilmek gösterilmektedir (Görsel Singh, 2020’den alınmıştır).

*Drosophila* cinsinde kromozomal inversiyon polimorfizmleri oldukça yaygındır ve doğal populasyonlarının yaklaşık %60'ında parasentrik inversiyon bulunmaktadır (Munté ve ark., 2005). Özellikle *D. melanogaster*'in 500'den fazla inversiyon polimorfizmine sahip olduğu bilinmektedir (Hoffmann ve Rieseberg, 2008). *D. melanogaster*'de inversiyonlar görülme sıklıklarına göre kategorize edilmektedir:

- I) Yaygın kozmopolit inversiyonlar; Çoğu populasyonda %5'ten daha sık rastlanılan inversiyonlardır. Örneğin; *In(2L)t*, *In(2R)NS*, *In(3L)P* ve *In(3R)Payne*.
- II) Nadir kozmopolit inversiyonlar; Çoğu populasyonda %5'ten daha az rastlanılan inversiyonlardır. Örneğin; *In(2L)NS*, *In(3L)M*, *In(3R)C*, *In(3R)K*, *In(3R)Mo* ve *In(3R)M*.
- III) Eşsiz (benzersiz) endemik inversiyonlar; sınırlı coğrafi bölgelerde ve yalnızca düşük frekansta meydana gelen inversiyonlardır. 330'dan fazla tanımlanmış inversiyon vardır.
- IV) Tekrarlayan endemik inversiyonlar: Birden fazla populasyonda meydana gelen ve düşük frekansta gözlenen inversiyonlardır (Mettler ve ark., 1977).

## 2.2. Kromozomal İversiyonların Adaptif Önemi ve İklim Değişimiyle İlişkisi

Kromozomal inversiyonların adaptasyonda büyük bir rolü olduğu bilinmektedir ve yapılan birçok çalışma ile inversiyon polimorfizmlerinin doğal seçilimle ilişkili olduğu ortaya konmuştur (Hoffmann ve ark., 2004; Wellenreuther ve Bernatchez, 2018; Kapun ve Flatt, 2019; Huang ve Rieseberg, 2020). İversiyonlar heterozigot olarak bulunduğu, rekombinasyon sonucunda dengesiz veya yaşayamayan gamet meydana gelmesine neden olduğundan, kromozomda inversiyon bölgesi içinde yer alan, birbirinden uzak konumlanan genlerin bile alelik kombinasyonlarını koruyan bir mekanizma sağlamaktadır (Hoffmann ve Weeks, 2007; Rane ve ark., 2015). Buna bağlı olarak, bağlantı dengesizliğindeki (Linkage Disequilibrium - LD) artış ile genlerin (Lavington ve Kern, 2017) ve doğal seçilim tarafından tercih edilen, birlikte adapte olmuş bağlı genlerin kalıtımının devamlılığına katkıda bulunabilir (Munté ve ark., 2005; Hoffmann ve Weeks, 2007; Ayala ve ark., 2011). Diğer yandan populasyonlar sıcaklık, yağış, nem gibi çevresel faktörlerin yanı sıra klinal varyasyonlarla ilişkili zamansal veya mekânsal değişikliklerden de etkilenmektedir (Fouet ve ark., 2012). Buna bağlı olarak da birçok türde kromozomal inversiyon frekanslarının da iklimsel faktörlerle yakından ilişkili olduğu kanıtlanmıştır (Hoffmann ve ark., 2004; Kapun ve ark., 2014; Rane ve ark.,

2015). Son yıllarda arařtıřıcılar, inversiyon frekanslarının farklı çevresel kořullar altında gösterdiđi polimorfizmlerinin küresel iklim deđiřimine bađlı olarak adaptif bir yanıt olduđunu düşünmektedirler (Balanya ve ark., 2006, 2009; Van Heerwaarden ve Hoffmann, 2007; Rezende ve ark., 2010; Batista ve ark., 2012; Rane ve ark., 2015; Galludo ve ark., 2018; Rodrigues ve Cogni, 2021). Örneđin, Batı ve Güney Arjantin'deki *Trimerotropis pallidipennis* çekirgelerinin dođal popülasyonlarında polimorfik perisentrik bir inversiyon tařıdıđı ve bu inversiyonun da minimum sıcaklık ve nem ile iliřkili olduđu bulunmuřtur (Colombo, 2002). *Anopheles gambiae*'nin Afrika popülasyonlarıyla yapılan bir çalıřmaya göre, kurak olan Kuzey bölgelerinde *In(2La)* ve *In(2Rb)* inversiyon frekanslarının çok yüksek; daha nemli Güney bölgelerinde ise daha düşük olduđu belirlenmiřtir. Bu durum da arařtıřmacılar tarafından, organizmanın sahip olduđu bu inversiyonların termal ve kurak strese karřı daha fazla direnç kazandırdıđı řeklinde yorumlanmıřtır (Ayala ve ark., 2019).

İnversiyon polimorfizmleri *Drosophila* cinsinde oldukça yaygındır (Hoffmann ve Rieseberg, 2008; Kapun ve ark., 2014; Kapun ve ark., 2020) ve adaptif süreçlerin arařtırılmasında model sistem olarak kullanılmaktadır (Hoffmann ve ark., 2004; Galludo ve ark., 2018). İnversiyonların zaman içinde cođrafi dađılımını ve sıklıđını deđiřtirmesi sayesinde, inversiyon polimorfizmleri bakımından çok zengin olan *Drosophila* cinsiyle iklim deđiřiminin genetik etkilerini anlayabilmek için uygun bir organizma olarak karřımıza çıkmaktadır (Anderson ve ark., 2005; Van Heerwaarden ve Hoffmann, 2007; Etges ve Levitan, 2008; Batista ve ark., 2012; Rodríguez-Trelles ve ark., 2013; Kapun ve ark., 2016; Galludo ve ark., 2018; Önder ve ark., 2019). Çünkü *Drosophila* türlerinin inversiyon frekanslarının ve alelik deđiřimlerin hızlı meydana gelmesi, mevsimsel ve klinal olarak varyasyon göstermesi sayesinde genetik olarak verecekleri tepkileri inceleyerek, iklim deđiřiminin canlılar üzerindeki etkilerini öngörmemize yardımcı olabilir (Rezende ve ark., 2010; Rane ve ark., 2015). Örneđin mekânsal ölçekte, inversiyon polimorfizmlerinin güçlü klinal örüntü gösterdiđi birçok çalıřma ile kanıtlanmıřtır. Örneđin *Drosophila melanogaster* ile yapılan çalıřmalarda inversiyon frekanslarının Kuzey Amerika'da (Kapun ve ark., 2016), Asya'da (Knibb, 1982; Das ve Singh, 1991), Avustralya'da (Knibb ve ark., 1981) ve Avrupa'da (Kapun ve ark., 2020) enlemsel klin gösterdiđi raporlanmıřtır. Ayrıca *D. melanogaster* (Aulard ve ark., 2002; Kapun ve ark., 2020) ve *D. mediopunctata* (Ananina ve ark., 2004) popülasyonlarında inversiyon frekanslarının boylamsal klin de gösterdiđi raporlanmıřtır. Bu klinal

varyasyonların farklı coğrafi bölgelerde korunması canlıların lokal adaptasyonu ile ilişkilendirilen adaptif bir cevap olduğu düşünülmektedir (Kirkpatrick, 2010). Aynı bölgeden toplanan populasyonlarla uzun dönem çalışmaları gerçekleştirilerek veya literatüre kazandırılmış eski çalışmalarla yapılacak karşılaştırmalı araştırmalar sayesinde iklim değişiminin genetik etkilerinin anlaşılması mümkün görünmektedir. Bunu destekleyen bir çalışma, Avustralya’da *D. melanogaster* populasyonlarıyla gerçekleştirilmiştir. Çalışmada 1979-2004 yıllarındaki, enlemsel klin gösteren kozmopolit *In(3R)Payne* inversiyonu araştırılmıştır. Elde edilen sonuçlara göre, 1979 ve 2004 yılları arasında bölgedeki sıcaklığın artması nedeniyle, bu inversiyon frekansının 5 derecelik bir enlem kayması (500 km’den daha fazla bir mesafe) gösterdiği bulunmuştur. Bu sonuç, inversiyon frekansının sıcaklık artışından etkilendiğini ve bu değişikliğin iklim değişiminin bir sonucu olabileceğini göstermektedir (Anderson vd., 2005). Kuzey Amerika’daki *D. robusta* populasyonlarıyla (Etges ve Levitan, 2008) ve birçok Akdeniz *D. subobscura* populasyonlarının da (Solé ve ark., 2002) inversiyon frekanslarındaki değişimin küresel iklim değişimiyle ilişkili olduğunu desteklemektedir.

Dünya çapında güçlü sıcaklık dalgalarının gözlemlendiği 2011 ve 2012 yıllarında İspanya’dan toplanan *D. subobscura* populasyonlarında  $O_{3+4+7}$  inversiyon frekansı incelenmiştir (Rodríguez-Trelles ve ark., 2013). Buna göre, ortalama maksimum sıcaklığın gözlemlendiği 2011 bahar mevsiminde, inversiyon frekansının oldukça yüksek olduğu ve bu sıcak dalgası sonrasında inversiyon frekansının tipik mevsimsel örüntüsüne geri döndüğü gözlenmiştir. Böylece, artan sıcaklığın *Drosophila*’da adaptif evrimsel cevaplarını doğrudan tetiklediğini göstermektedir (Rodríguez-Trelles ve ark., 2013).

İnversiyon frekanslarının mevsimsel olarak da varyasyon sergilediği bilinmektedir. Kuzey Amerika’daki *D. melanogaster* ile yapılan çalışmada, *In(2R)NS* ve *In(3R)Payne* inversiyonlarının yaz aylarında daha yüksek frekansta gözlenirken, bazı inversiyon frekanslarının ise sonbaharda daha yüksek olduğu ve böylece inversiyonun mevsimsellik gösterdiği ortaya konmuştur (Kapun ve ark., 2016). *D. melanogaster* Yeşilöz populasyonlarında da *In(2L)t* inversiyon frekansının mevsimsel örüntü gösterdiği bulunmuştur (Önder ve ark., 2019).

Kantitatif karakterlerin klinal varyasyonu, adaptif süreçleri incelememizi sağlar ve bu karakterlere ait varyasyonun genetik temelini yorumlamamızda yardımcı olmaktadır (Weeks ve ark., 2002; Rako ve ark., 2006). Bu nedenle adaptasyon mekanizmalarının

genetik temelini anlayabilmek için, kantitatif karakterler ve bunlardan sorumlu genler arasındaki ilişkiyi belirleyebilmek çok önemlidir (Weeks ve ark., 2002). Dobzhansky'nin *D. pseudoobscura* ile yaptığı öncü çalışmalar, kromozomal inversiyon frekanslarıyla uyum başarısı (fitness) bileşenleri üzerinde etkileri olduğunu göstermektedir (Dobzhansky, 1947). Kromozomal inversiyonlar birçok canlıda tanımlanmıştır ve birçok fenotipik karakterle ve yaşam öyküsü karakteriyle ilişkilendirilmiştir (Hoffmann ve Rieseberg, 2008; Fouet ve ark., 2012; Singh, 2020). Örneğin, *Chironomus ramosus* türü tatarcıklarla yapılan bir çalışmada da heterokaryotiplerin nematod enfeksiyonuna karşı homokaryotiplerden daha güçlü bir direnç gösterdiği bulunmuştur (Hardikar ve Nath, 2001). Benzer bir çalışma, *Mimulus guttatus* bitkisinin daha kurak habitatlarda yaşayan, daha serin aylarda çiçek açan tek yıllık ve daha nemli bölgelerde yaşayan, yaz aylarında çiçek açan çok yıllık formlarıyla yapılmıştır. Sonuç olarak, *M. guttatus*'un bu ekotiplerinin farklı çiçek açma zamanının *DIVI* inversiyonunu taşıyıp taşımasıyla ve lokal adaptasyonla ilişkili olduğunu belirlemişlerdir (Lowry ve Willis, 2012; Oneal ve ark., 2014). *Coelopa frigida*'da inversiyonların vücut büyüklüğü, gelişim süresi ve yaşayabilirlik gibi yaşam öyküsü karakteriyle ilişkisi bulunmuştur (Hoffmann ve Rieseberg, 2008).

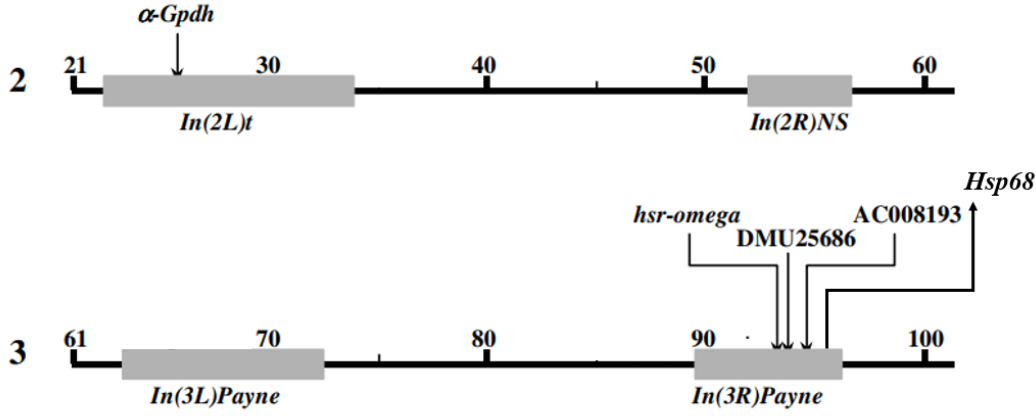
Birçok *Drosophila* türünün ılıman ve tropik popülasyonlarıyla yapılan çalışmalarda kromozomal inversiyonların fenotipik karakterler üzerinde büyük etkileri olduğu bulunmuştur fakat bunu sağlayan mekanizmalar hala tam olarak bilinmemektedir (Lavington ve Kern, 2017). *Drosophila*'da kromozomal inversiyonların vücut büyüklüğü, sıcak/soğuk toleransı, ömür uzunluğu, gelişim süresi, larva ve ergin yaşayabilirliği, açlık toleransı gibi birçok karakterle ilişkili olduğu bilinmektedir (Hoffmann ve ark., 2005; Hoffmann ve Rieseberg, 2008). Örneğin, *Drosophila buzzatti*'de *2st* inversiyonu vücut büyüklüğü, gelişim süresi ve sıcak toleransı ile, *2jz3* inversiyonunun ise ömür uzunluğu ile, *D. melanogaster*'de *In(3L)P* inversiyonunun da soğuk (Hoffmann ve ark., 2004) ve sıcak toleransı (Weeks ve ark., 2002) ilişkilidir. Buna rağmen inversiyonları birçok karakterle ilişkilendiren çalışma bulunsa da, hala inversiyonların uyum başarısı bileşenleri üzerine etkisi hakkında çok az şey bilinmektedir. Bu nedenle de bu adaptif polimorfizmlerin seçilimsel olarak nasıl korunduğu hakkında bilgilerimiz sınırlıdır (Andolfatto ve Kreitman, 2000; Durmaz ve ark., 2018).

Bu tez kapsamında farklı coğrafi bölgelerden toplanan *D. melanogaster* popülasyonlarının fenotipik karakterlerin (susuzluk toleransı süresi ve farklı tuz



konsantrasyonlarında gelişim süresi) *In(3R)Payne*, *In(2L)t* ve *In(3R)K* inversiyonlarıyla ilişkisi araştırılmıştır.

*D. melanogaster*'in üçüncü kromozomunun sağ kolunda yer alan *In(3R)Payne* inversiyonu genomun yaklaşık %6'sını kapsayan oldukça büyük bir inversiyondur (Anderson ve ark., 2003). Bu inversiyonun Avustralya (Rako ve ark., 2006) ve Kuzey Amerika'nın Batısında, Hindistan ve Japonya'da paralel enlemsel klin göstermektedir. Buna göre, düşük enlemlerde ortalama bir frekans sergilerken, yüksek enlemlerde çok nadir bulunmaktadır veya hiç gözlenmemektedir (Hoffmann ve Weeks, 2007; Kapun ve ark., 2016). Dolayısıyla yüksek enlemlerde yaşayan populasyonlarda homokaryon standart kromozom frekansı daha yüksektir. Örneğin, Kuzey Amerika'da daha düşük enlemde bulunan Florida bölgesinden toplanan *D. melanogaster* populasyonlarında *In(3R)Payne* inversiyon frekansı ~%50 iken, daha yüksek enlemde bulunan Maine populasyonunda *Payne* inversiyonu hiç gözlenmemiştir (Kapun ve ark., 2016). Elde edilen bu sonuçlar, *In(3R)Payne* inversiyonunun mekânsal olarak varyasyon gösterdiğini ve seçilimsel olarak ve adaptif olarak korunduğunun bir göstergesi olarak kabul edilmektedir (Durmaz ve ark., 2018). Ayrıca *In(3R)Payne* inversiyon polimorfizminin vücut büyüklüğü (Weeks ve ark., 2002; Rako ve ark., 2006; Kapun ve ark., 2016), sıcak (Weeks ve ark., 2002) ve soğuk (Anderson ve ark., 2003) toleransı ile ilişkilidir. *D. melanogaster* Florida populasyonunda tibia ve femur uzunluklarının inversiyonu homokaryon olarak taşıyan bireylerde, standart kromozom dizilimine sahip olan bireylerden daha kısadır (Kapun ve ark., 2016). Ayrıca Weeks ve arkadaşları 2002 yılında Avustralya'nın batısından toplanan *D. melanogaster* populasyonlarında *In(3R)Payne* inversiyon bölgesinin kapsadığı üç belirteç; *hsr-omega* geni, *DMU25686* ve *AC008193* mikrosatelitlerinin vücut büyüklüğüyle ilişkisini ortaya koymuşlardır (Weeks ve ark., 2002) (Şekil 2.3). Diğer yandan *In(3R)Payne* inversiyon bölgesi içinde yer alan ve klinal varyasyon gösteren *hsr-omega* (Anderson ve ark., 2003; Rako ve ark., 2006) ve *hsp68* genlerinin termal seçim cevabıyla ilişkisi olduğu bilinmektedir (Rako ve ark., 2006).



**Şekil 2. 3.** *D. melanogaster*'in 2. kromozomundaki *In(2L)t* inversiyonun bölgesinin kapsadığı  $\alpha$ -*Gpdh* genini, 3. kromozomdaki *In(3R)Payne* inversiyonun bölgesinin kapsadığı *hsr-omega* genini, *DMU25686* ve *AC008193* mikrosatelitleri gösteren şekil (Şekil Weeks ve ark., 2002'den değiştirilerek alınmıştır).

*D. melanogaster*'in Güney Amerika populasyonlarında vücut büyüklüğünün adaptif varyasyonu ile ilişkili genomik bölgeleri belirlemek üzere yapılan kantitatif karakter lokusu (Quantitative Trait Locus - QTL) haritalama çalışmasına (Calboli ve ark., 2003). göre kanat alanı ile 3. kromozomun sağ kolu arasında, özellikle *In(3R)Payne* inversiyon bölgesiyle bir ilişki saptanmıştır (Calboli ve ark., 2003; Kapun ve ark., 2016).

*In(2L)t*, *D. melanogaster*'in ikinci kromozomunun sol kolunda yer almaktadır ve doğal populasyonlarında yaygın kozmopolit olarak bulunmaktadır. Bu inversiyonun frekansı farklı kıtalarda paralellik göstermektedir (Weeks ve ark., 2002). Örneğin Kuzey Amerika ve Asya populasyonlarıyla yapılan çalışmalarda hem *In(2L)t* hem de *In(3R)Payne* inversiyonları için, daha sıcak ve düşük enlemlerde daha yaygın olarak bulunduğu belirlenmiştir (Hoffmann ve Weeks, 2007). Diğer bir çalışmada benzer olarak *In(2L)t* inversiyonu frekansı, ılıman iklim populasyonlarında daha düşük iken, tropik iklim populasyonlarında frekansı %40-60'a ulaştığı belirlenmiştir (Andolfatto ve Kreitman, 2000). Afrika'nın Batısından, Doğusundan ve Güneyinden ve Hint Okyanusu adalarından toplanan 20 *D.melanogaster* populasyonu ve Avrupa'dan toplanan 32 populasyonla yapılan çalışmalarda boylamla ilişkili olduğu bulunmuştur (Aulard ve ark., 2002; Kapun ve ark., 2020). Bu mekânsal varyasyonlar dışında, *In(2L)t* inversiyonunun zamansal varyasyon da gösterdiği kanıtlanmıştır (Önder ve ark., 2019. Mevsimsellik gösteren inversiyonun, daha ılık mevsimlerde frekansının daha yüksektir (Van't Land ve ark.,

2000). *In(2L)t* inversiyonun bölgesinin kapsadığı  $\alpha$ -*Gpdh* (Gliserol-3-fosfat dehidrogenaz) geni ile ilişkili olduğu bulunmuştur. *In(2L)t* inversiyon frekansı arttıkça, küçük vücut büyüklüğü ve hızlı gelişim süresiyle ilişkili (Weeks ve ark., 2002) olan *a-Gpdh<sup>S</sup>* alelinin frekansı da artmıştır (Delden ve Kamping, 1989; Van't Land ve ark., 2000) (Şekil 2.3). *D. melanogaster* populasyonlarındaki *In(2L)t* inversiyonunun yüksek sıcaklıklarda seçilimsel bir avantaj sağladığını (Delden ve Kamping, 1989) ve yüksek hayatta kalış gösterdiği bilinmektedir (Ananina ve ark., 2004).

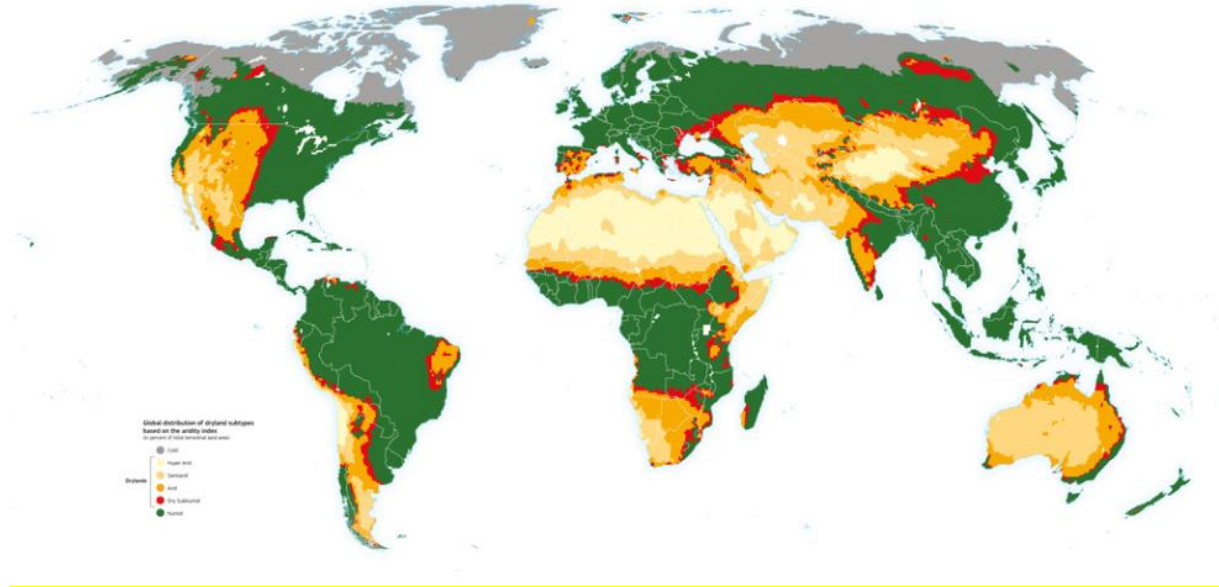
*In(3R)K* inversiyonu *D. melanogaster*'in üçüncü kromozomunun sağ kolunda konumlanmıştır ve kısıtlı coğrafi dağılım göstermesi nedeniyle nadir kozmopolit bir inversiyondur ve Afrotropikal bölgede geniş bir dağılıma sahiptir (Aulard ve ark., 2002). Kuzey Amerika'da *D. melanogaster* populasyonlarıyla yapılan çalışmada, *In(3R)K* inversiyonunun %10'dan daha düşük bir frekansta olduğu ve klinal bir örüntü sergilemediği gösterilmiştir (Kapun ve ark., 2016).

### 2.3. İklim Değişimi ve Abiyotik Etkileri

Küresel iklim değişimi kademeli olarak hava ve deniz sıcaklıklarının artması, ekstrem hava koşullarının (sıcak dalgalar, kuraklık ve sel gibi) sıklığının ve süresinin artması, yağış ve mevsim örüntülerinin değişmesi, ekosistemlerin ve habitatların değişmesi olarak gözlenmektedir (Várallyay, 1994; Botkin ve ark., 2007; Young ve ark., 2015). Sıcaklık değişimlerinin günden güne, mevsimden mevsime ve lokasyonlara göre değişiklik göstereceği tahmin edilmektedir. Artan sıcaklık ve azalan yağış miktarı yüzünden özellikle Afrika'daki bazı göllerin kuruyabileceği düşünülmektedir (Campbell ve ark., 2009). Bu buharlaşma artışı havadaki nemi de oldukça arttıracaktır ve muhtemelen daha çok yağış gözlenecektir. Bu durumda dengesiz bir zamansal ve mekânsal dağılım, yağış miktarında ciddi oranda bir değişim ve ekstrem hava koşulları (kuraklık, fırtınalar, seller vs.) gözlenecektir. Değişen sıcaklık, nem miktarı, doğal vejetasyon ve arazi kullanım uygulamaları toprak oluşum sürecini ve toprak özelliklerinin büyük ölçüde değişmesiyle sonuçlanacaktır (Várallyay, 1994). Diğer yandan, Amazon yağmur ormanlarının büyük bir kısmının tropik savanlarla yer değiştirmesi beklenmektedir (Lapola ve ark., 2009).

Ayrıca iklim değişiminin ortalama sıcaklıkları artırma etkisinin bir sonucu olarak kuraklığın artması öngörülmektedir. Dünya Meteoroloji Örgütü (World Meteorological Organization - WMO)'ne göre küresel ısınmanın etkilerinin ilk aşamasında yağışların azalacağı ve çok yüksek oranda bölgesel yağış dağılımının değişeceği yönündedir. Bunun

etkisiyle denge sağlanabilmesi için okyanus yüzeylerinden buharlaşma artacak ve sonucunda ekstrem hava koşulları nedeniyle kuraklık meydana gelecektir. Böylece ısınma ve kurak iklim, kuraklık riskini arttıracaktır (Várallyay, 1994).



**Şekil 2. 4.** 2019 yılına ait Dünya kuraklık haritası. Gri alanlar soğuk bölgeleri, yeşil alanlar nemli bölgeleri, kırmızı alanlar kuru ve yarı nemli bölgeleri, koyu turuncu bölgeler, kurak bölgeleri, açık turuncu alanlar yarı kurak bölgeleri ve sarı alanlar da çok kurak bölgeleri göstermektedir. (Harita, <https://www.resilience.org/stories/2019-08-07/desertification-and-the-role-of-climate-change/> sitesinden alınmıştır).

Değişen iklimle birlikte bunlardan başka çevresel stresler de ortaya çıkacaktır. Bunlardan biri de hem sucul hem de karasal ekosistemlerde artan tuzluluk olarak öngörülmektedir. Özellikle toprağın farklılaşmasına yol açacak bu iklim değişimi etkisiyle tuz; sularda ve göl tabakalarında, küçük su birikintilerinde, ırmaklarda, denizlerde ve okyanuslarda, yeraltı kaynaklarında birikecektir. Ayrıca tarım ya da tuz çıkarma gibi insan aktiviteleri ile birlikte iklimsel kuraklaşma ve deniz seviyesinin yükselmesi etkileriyle denizden uzak temiz sularda ve kıyı habitatlarındaki tuz konsantrasyonunu artışıyla sonuçlanmaktadır (Várallyay, 1994). Artan kuraklığın çok büyük olumsuz etkilerinin olması kaçınılmaz bir durumdur. Bu etkilerden belki de en önemlisi toprak tuzluluğunun artışıdır ve Bangladeş'te 2018 yılında yapılan araştırma bunun çarpıcı etkilerini gösteren güzel bir örnek oluşturmaktadır. Çalışmada 1990-2015 yılları arası toprak tuzluluğundan etkilenen bölgeler belirlenmiştir. Buna göre toprak tuzluluğunda zaman bağlı önemli artışların meydana geldiği görülmektedir (Rahman ve ark., 2018).

## 2.4. İklim Değişimi ve Canlılar Üzerindeki Etkisi

Çevresel deęişkenlik canlıların iç dengelerini (homeostazi) korumalarında bir stres faktörü olarak karşımıza çıkmaktadır (Albers ve Bradley, 2006). Bu nedenle çevre, ekstrem sıcaklık veya kuraklık gibi olumsuz koşullarda organizmaların hayatta kalmalarını etkilemektedir ve canlılar bu stres faktörleriyle baş etmek zorundadır (Albers ve Bradley, 2006). Bu nedenle deęişen iklim koşullarının canlılar üzerindeki etkiler oldukça fazladır. Bu etkilerden ilki, atmosferik CO<sub>2</sub> ve dięer sera gazları miktarının artışı, sıcaklık ve nem örüntülerinin deęişiminin canlıların fizyolojisi etkilenmesidir. Bu abiyotik faktörler direkt olarak hayvanların metabolik aktivitelerini ve gelişim oranlarını etkilemektedir. Bitkilerde ise, fotosentez, solunum, gelişim ve doku kompozisyonu gibi hayati faktörlere etki etmektedir (Hughes, 2000a). Dięer yandan canlıların üreme fizyolojileri ve dolayısıyla populasyon dinamikleri de etkilenmektedir. Örneęin, *Chrysemys picta* türü kaplumbaęaların erkek yavru cinsiyet oranları temmuz ayının ortalama sıcaklıklarıyla ilişkilidir. Bu nedenle 2-4°C sıcaklık artışında bile erkek yavru üretiminin ciddi bir tehlikeyle karşı karşıya bırakılmaktadır (Walther ve ark., 2002).

İkinci etki, canlıların dağılımı ve bolluğunun etkilenmesidir. Canlılar, artan sıcaklıklardan kaynaklı olarak daha soęuk olan yüksek rakım veya enlemlere doęru dağılım göstermektedirler. Örneęin, yapılan bir çalışmaya göre göçmen olmayan 35 Avrupa kelebeęinin büyük bir kısmı 35-240 km kuzeye doęru bir enlem kayması göstererek, dağılımını deęiştirdięi belirlenmiştir (Hughes, 2000a). Ayrıca Amerika Birleşmiş Devletleri'nin güney batısında yer alan Sonoran Çölü'nde yapılan bir çalışmaya göre, odunsu çalı yoğunluğunun son yıllarda artışı, daha önce yaygın olarak dağılım gösteren hayvan türlerinin nesillerinin tükenmesi veya tam tersi olarak eskiden daha az yoğun dağılım gösteren hayvanlarda artış gözlenmesi iklim deęişiklięinin etkilerini gösteren önemli bir çalışmadır (Walther ve ark., 2002). 2016 yılında Kaliforniya'da *Bombus* arıları (*Apis mellifera*) ile yapılan başka bir çalışmaya göre, kuraklıęın artması ve ilkbahardaki yaęışların azalması nedeniyle bölgedeki arı miktarında da bir azalma gözlenmiştir (Thomson, 2016).

Üçüncü etki olarak, canlıların fenolojileri deęişmektedir. Bu deęişimler, çoęunlukla ilkbaharda gözlenmeye başlayan; canlıların erken üreme faaliyetleri göstermesi, göçmen kuşların beslenme alanlarına erken varmaları, kelebeklerin normalden daha erken ortaya çıkmaları, amfibilerde erken yumurtalama gerçekleşmesi ve bitkilerin çiçeklenme zamanının daha erken meydana gelmesi gibi deęişimleri içermektedir. 1960'lardan beri canlıların her yıl bahar aylarında sergiledikleri aktiviteler, iklim deęişiminin etkisiyle

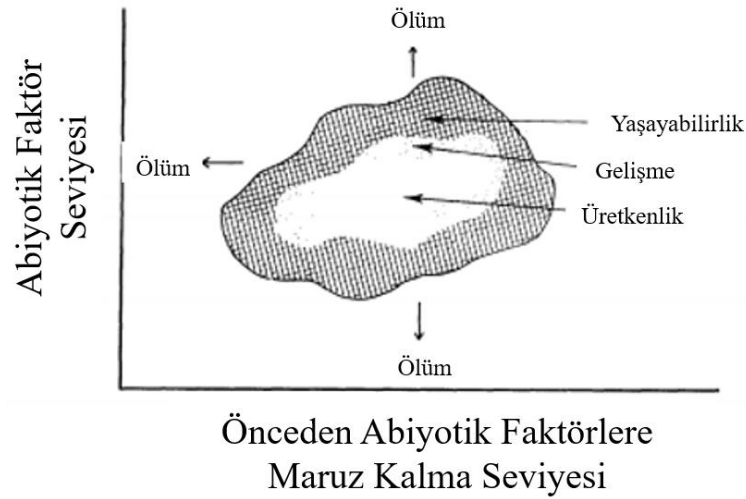
yavaş yavaş daha erken zamanlarda meydana gelmektedir (Walther ve ark., 2002). Mevsimlerin zamanının yıldan yıla değişmesi canlıların üreme için uygun zaman aralıklarını da yıllık olarak değiştirmek ve buna bağlı olarak zamansal kaymalar gözlenmektedir (Both ve ark., 2006). 2006'da yapılan bir çalışma *Ficedula hypoleuca* ve besin kaynağı olan bir tırtıl türüyle yapılmıştır. Bu sinekkapan kuşunun doğal habitatı olan ılıman ormanlarda yaşayan populasyonun yavruları, tırtıllarla beslenmektedir. Bu nedenle tırtıl miktarının en bol olduğu dönemler, sinekkapanların yumurtlama dönemine denk gelmektedir. Fakat değişen mevsim koşulları nedeniyle, tırtıl miktarının en yoğun olduğu zamanlar ve alanlar değişmiştir. Buna bağlı olarak, *F. hypoleuca* dişilerinin yumurtlama zamanları son 20 yılda ileri bir tarihe doğru kaymıştır (Both ve ark., 2006). Bir kuş türü ve bu türün yavrularının besin kaynağı olan tırtıllar arasındaki ilişkiyi inceleyen 20 yıllık bir uzun-dönem araştırmasına göre, *Parus major*'un yavru sayıları ve tırtıl biyokütlesi arasındaki senkronun bozulduğu ve yavru ağırlıklarında da bir azalma olduğunu göstermektedir (Both ve ark., 2006).

Diğer bir etki ise, canlıların adaptasyon geliştirmeleridir (Hughes, 2000a). Hızla değişen iklime türlerin hızlı bir şekilde adapte olup olamayacağı sıkça araştırılan bir konudur (Bellard ve ark., 2012). Bu adaptif cevapların mekanizmaları ya mikroevrim ya da kısa vadeli tepkiler sağlayan fenotipik esneklik sayesinde meydana gelmektedir (Gienapp ve ark., 2008; Bellard ve ark., 2012). Ayrıca son zamanlarda yapılan çalışmalarda canlıların mutasyon ve seçilim yoluyla hızlı yaşam döngüsüne sahip türlerin, hızlı değişen çevrelere uyum sağlayabildikleri belirtilmiştir (Salamin ve ark., 2010). Örneğin, son yıllarda *Drosophila*'da enlemsel klin gösteren vücut büyüklüğünün zamansal değişimi, kromozomal düzenlemelerdeki değişimler ve *Adh* (Alkol dehidrogenaz) polimorfizmindeki değişimler iklim değişimine bu organizmanın verdiği mikroevrimsel cevaplar için güçlü birer kanıt oluşturmaktadır (Gienapp ve ark., 2008). Fakat bu; zamana, organizmaların yaşam öyküsü karakterlerine, çevresel değişimin hızına ve kapsamına, alternatif olabilecek habitatların varlığına ve türlerin dağılım kapasiteleri gibi birçok faktöre göre değişiklik göstermektedir (Gienapp ve ark., 2008). Bu nedenle, canlıların iklim değişimine karşı geliştirebileceği adaptasyon mekanizmaları hala araştırmacıların sıkça üzerinde durdukları bir konudur.

## **2.5. Canlılarda Stres Toleransı**

Doğal populasyonlar devamlı olarak değişen çevre koşullarına maruz kalmaktadırlar ve canlılar bu koşullardan etkilenmektedir (Wingfield, 2013). Canlılar çevrenin kısa süreli

değişimleriyle baş etmek ve uzun süreli değişimlerde ise adaptif cevaplar geliştirmek zorunda kalırlar (Bakker ve ark., 2010). Değişen çevre karşısında canlılar vücut iç dengelerini ve uyum başarılarını sürdürme baskısı altındadırlar (Chelu ve ark., 2011). Bu durum hızla değişen iklim etkisiyle canlıların hem uyum başarılarını hem de hayatta kalma başarısının azalmasıyla sonuçlanabilir (Rank ve Dahlhoff, 2002). Değişen çevresel koşullarda canlının uyum başarısını arttırması için biyolojik fonksiyonlarını değiştirmesi gerekmektedir. Canlı karşı karşıya kaldığı bu baskıyı azaltmak için adaptasyon ve stres toleransı ilişkisinde bir stres cevabı oluşturmaları gerekmektedir (Hoffmann, 2010). Eğer populasyonlar iklim değişiminin olumsuz etkilerine uygun yanıtları veremezlerse lokal yok oluşlarla karşılaşmak zorunda kalabilirler (Rank ve Dahlhoff, 2002). Şekil 2.5'te görüldüğü gibi canlıların abiyotik faktörlere karşı limitlerinin üst ve alt seviyelerinde ölümle karşılaştıkları görülmektedir.



**Şekil 2. 5.** Canlıların abiyotik faktörlerle karşılaştıklarında verecekleri cevapları ve limitlerini gösteren grafik (Şekil Dunson ve Travis, 1991'den değiştirilerek alınmıştır).

Değişen çevrede canlıların hayatta kalabilmeleri için uyum göstermeleri oldukça önemlidir. Artan çevresel streslere canlıların verdikleri cevapların bilinmesi biyoçeşitliliğin korunması ve sürdürülebilir stratejilerin geliştirilmesi için gereklidir. Canlıların coğrafi dağılımı kendi termal limitlerine bağlıdır ve buldukları çevreye adaptasyonuna, aynı zamanda stres koşullarına karşı hoşgörü aralıklarına göre şekillenmektedir (Pörtner, 2001). Hoşgörü aralıkları, çeşitli stres bileşenlerine tolerans gösterebilmek olarak da değerlendirilmektedir.

Canlıların yaşadıkları habitatlardaki sıcaklık, susuzluk, besin kıtlığı, kuraklık ve tuzluluk gibi çevresel değişkenlerin tür dağılımını ne ölçüde etkileyeceği, mevcut tolerans

kapasitesinin limitlerine ve dirençle ilişkili genetik varyasyonların varlığına bağlıdır (Réale ve ark., 2003; Bakker ve ark., 2010; Kellermann ve ark., 2012). Hızla değişen iklim canlıların uyum başarılarında düşüşe neden olabilir (Wingfield, 2013). Örneğin bir ödün-beden ilişkisi (trade-off) olarak; eğer canlıların bulunduğu çevre optimal koşullara uygun değilse, canlılar hayatta kalabilmek için üreme aktivitelerini kısıtlatırlar (Albers ve Bradley, 2006). Bu nedenle yeni çevre koşullarında uzun süre hayatta kalabilmeleri için hızlı adaptasyon geliştirmeleri gereklidir ve bu da sahip oldukları genetik çeşitliliğe bağlıdır (Bakker ve ark., 2010).

Diğer yandan, birçok böcek ve *Drosophila* türüyle yapılan çalışmalara göre, dağılımların çevresel değişkenlerle yüksek bir ilişkisi olduğunu kanıtlanmıştır ve tropik bölge canlılarının diğer canlılara göre daha dar bir dağılım alanına sahip olduğu bilinmektedir (Kellermann ve ark., 2009). Örneğin sıcaklık toleransı bakımından değerlendirildiğinde tropik bölgelerde yaşayan canlılar, diğer bölge canlılarına göre daha dar sıcaklık değişimleriyle karşılaştıkları için sıcaklığa bağlı fizyolojik limitleri daha düşüktür (Hoffmann, 2010). *Drosophila*'da tropik bölge türlerinin daha düşük, geniş dağılım gösteren türlerin daha yüksek stres toleransı gösterdikleri belirlenmiştir (Kellermann ve ark., 2009). Dolayısıyla, çevresel değişkenlere karşı daha fazla tolerans gösterebilen türlerin ve/veya populasyonların küresel iklim değişimiyle dağılımlarını genişletebileceğini fakat stres toleransları daha sınırlı olan tropik türlerin dağılımlarını değiştiremeyecekleri öngörülmektedir (Kellermann ve ark., 2009). Fakat bu öngöründen daha kötü sonuçlar da ortaya çıkabileceğini kanıtlayan çarpıcı bir çalışma 2014 yılında Avustralya'nın batısında geniş dağılım gösteren ve dağılımı tropik bölgelerle sınırlı olan 10 farklı *Drosophila* türüyle yapılmıştır. İklim modellemelerine göre 2100 yılında hem geniş dağılım gösteren *D. melanogaster* türü hem de dağılımı tropiklerle sınırlı olan *D. birchii* türünün dağılım alanlarını 750 km güney bölgelere kaydırsalar bile, bu türlerin sıcaklık stresinden kurtulmaları için yeterli olamayacağına işaret etmektedir (Overgaard ve ark., 2014). Yapılan çalışmalar göz önünde bulundurularak, iklim değişiminin olumsuz etkilerinden daha çok etkilenecek populasyonlar olabileceği varsayımında bulunabiliriz. Bu nedenle farklı coğrafi bölgelerde yaşayan populasyonların, iklim değişimine verecekleri stres cevaplarının öngörülmesi ve evrimsel perspektifte değerlendirilmesi çok önemlidir. Populasyonların stres cevaplarının ve genetik temelini iyi bilmesi, koruma stratejilerini geliştirmemize olanak sağlayabilir.

### 2.5.1. Susuzluk Toleransı



Su, tüm canlıların homeostazi sağlayabilmeleri için çok önemlidir. Bu nedenle, canlıların performanslarını ve uyum başarılarını (Chown ve ark., 2011; Kellermann ve ark., 2018), özellikle karasal canlıların hayatta kalma başarısını (Van Herrewege ve David, 2016) ve dağılımlarını etkileyen (Kellermann ve ark., 2018) oldukça önemli çevresel faktörlerden biridir. Tüm bu sebepler göz önünde bulundurulduğunda, çevredeki hem soğuk hem de kurak ortamlardaki yağış ve nem gibi faktörlerin ortaya çıkardığı su mevcudiyetinin değişikliği canlılar üzerinde oldukça önemli bir stres faktörü oluşturur ve bu nedenle canlıların uyum başarılarını, dağılımlarını ve hatta hayatta kalma başarılarını etkiler (Parkash ve ark., 2012a; Kellermann ve ark., 2018). Diğer yandan vücuttaki su dengesini sağlama yeteneği türlerin dağılımını da etkilemektedir (Parkash ve ark., 2012a). Canlılarda susuzluk toleransı, soğuk ve az yağışlı iklim koşullarında canlılara büyük avantaj sağladığı için (Hoffmann ve Harshman, 1999) canlıların kurak habitatlara adaptasyonu ile ilişkilendirilmiştir (Hoffmann ve Harshman, 1999; Rajpurohit ve ark., 2018). 2018’de Kellerman ve arkadaşlarının dar alanda ve geniş alanda dağılım gösteren *Drosophila* türleriyle yaptığı çalışmada, susuzluk toleransının canlıların dağılımında çok önemli bir stres cevabı olduğunu göstermişlerdir (Kellermann ve ark., 2018).

Birçok organizma evrimsel süreç boyunca buldukları habitatta su mevcudiyetiyle ilgili değişikliklere maruz kalmışlardır ve bu değişikliklerin dolaylı veya doğrudan küresel iklim değişimiyle birlikte hızlanacağı beklenmektedir (Kellermann ve ark., 2012). Örneğin, *Culex pipiens*’te susuzluk stresi metabolik aktivitelerini yavaşlatmaktadır ve yumurtalama başarısını azaltmaktadır. Bu nedenle populasyon dinamiklerinin de etkilenebileceği öngörülmektedir. Ayrıca *Drosophila birchii*’nin susuzluk toleransının çok düşük olması nedeniyle, yağmur ormanları gibi kısıtlı habitatlarda dağılım göstermektedir bu nedenle yaşayabildiği kısıtlı habitatın kuraklaşması, türün yok olmasıyla sonuçlanabilir (Bazinet ve ark., 2010).

Susuzluk toleransının çevredeki nem veya yağış gibi değişkenlerle ilişkisinin dışında birçok kıtada klinal varyasyon gösterdiği yapılan çalışmalarla kanıtlanmıştır. Örneğin, Hindistan’da *D. kikkawai* (Karan ve Parkash, 1998), *D. melanogaster*, *D. ananassae*, *Zaprionus indianus* (Karan ve ark., 1998), *D. repleta* (Parkash’ ve Munjal’, 1999) ile; Amerika’da *D. melanogaster* (Rajpurohit ve ark., 2018) ile; Avrupa’da ise *D. subobscura* (Gilchrist ve ark., 2008)’nin enlemsel klin gösterdiği belirtilmiştir. Diğer bir deyişle, enlem arttıkça populasyonların susuzluk toleransı da artış göstermiştir. Ayrıca Hindistan’da *D. takahashii* ve *D. nepalensis* (Parkash ve ark., 2005), Arjantin’de *D.*

*buzzatii* (Sørensen ve ark., 2005)'nin rakımsal klin de gösterdiği kanıtlanmıştır. Bu nedenle susuzluk gibi önemli bir stres faktörüne adaptif cevapları anlamak, iklim değişikliğinin canlılar üzerindeki etkilerini öngörebilmek için önemli bir çevresel değişkendir (Kellermann ve ark., 2018).

Küçük vücutlu hayvanlar görece yüksek yüzey alanı/hacim oranına sahiptirler. Bu nedenle özellikler böcekler gibi küçük vücutlu hayvanlar yüksek susuzluk riskiyle karşı karşıya kalmaktadırlar (Wang ve ark., 2021). Çevredeki su mevcudiyetine veya yokluğuna göre canlılar farklı mekanizmalarla cevap verirler. Örneğin, *Drosophila* türleri buldukları çevrede su miktarının azalması durumuna; I) Kütiküladan su kaybını azaltarak, II) Su mevcudiyetinin azalmasına tolerans geliştirerek, III) Vücutlarında depoladıkları su miktarlarını arttırarak yanıt verirler. Bu yollardan birini veya birden fazlasını kullanarak susuzluk direncini arttırırlar (Kellermann ve ark., 2018; Wang ve ark., 2021). Kalıtsal bir karakter olan susuzluk toleransı arttıkça etanol ve açlık toleransları gibi diğer fenotipik karakterlere cevapların da arttığı kanıtlanmıştır (Hoffmann ve Parsons, 1989a). Fakat diğer yandan ödün-beden ilişkisi olarak metabolik hızı ve yumurta verimini düşürdüğü gösterilmiştir (Service ve Rose., 1985). Bu mekanizmaların genetik, moleküler ya da genomik temellerini anlamak, iklim değişiminin yol açacağı öngörülen susuzluk koşullarının canlılar üzerindeki etkilerinin tahmin edilmesini sağlayacaktır (Wang ve ark., 2021). *Drosophila* cinsi; tropik ormanlardan kurak bölgelere kadar geniş bir dağılım alanına sahip olması (Wang ve ark., 2021) ve populasyonlarının susuzluk direncinin yüksek kalıtlanabilir bir karakter olması (Hoffmann ve ark., 2003) nedeniyle susuzluk toleransı ile ilgili çalışılmaların odağında bulunmaktadır. Özellikle Sahra altı Afrika'dan köken alan ve kozmopolit bir tür özelliği kazanan *D. melanogaster*'in farklı habitatlara güçlü adaptasyon yeteneğine sahip olması, farklı nem koşullarına adaptasyon mekanizmalarının genetik temelini anlaşılması için uygun bir organizma haline getirmiştir (Wang ve ark., 2021).

*Drosophila*'da susuzluk toleransı populasyonlar arası, populasyonlar içi ve türler arası olarak uzun yıllardır çalışılmaktadır (Hoffmann ve Harshman, 1999). Bu çalışmalar; ekstrem stres seviyelerine organizmaların ne gibi cevaplar verdiği, morfolojik ve fizyolojik olarak incelendiğinde susuzluk direncinin nasıl bir genetik cevabının olduğu ve susuzluk toleransının yaşam öyküsü karakterlerinde ne gibi ödün-beden ilişkisine yol açtığını anlayabilmek için gerçekleştirilmektedir (Hoffmann ve Harshman, 1999). Susuzluk toleransının türler arası yüksek bir varyasyon göstermesi bu karakter ile ilgili

karşılaştırmalı çalışmalar yapılmasına ve evrimsel olarak korunan kalıtsal yollar ile ödün-bedel içerisinde olduğu karakterlerin tanımlanmasına olanak tanımaktadır. Örneğin, *Drosophila* cinsine ait *D. mojavensis* türü susuzluk koşullarını 39 saatten daha fazla tolere edebilirken, *D. yakuba* türü ise en fazla 9 saate kadar susuzluğu tolere edebilmektedir (Kellermann ve ark., 2012; Wang ve ark., 2021). Populasyonlar arası yüksek varyasyonlar ise bu karakter ile ilişkili gen bölgelerinin ve/veya ödün-bedel içerisinde olduğu karakterlerin tanımlanmasını sağlamaktadır. Bu yöntem ile *D. melanogaster*'de susuzluk stresinin varyasyonuna katkıda bulunan kantitatif karakter lokus (QTL)'ları tanımlanmış (Rane ve ark., 2019) ve aday genler belirlenmiştir (Telonis-Scott ve ark., 2012). 2010'da yapılan bir çalışmada *Dessicate (Desi)* geninin susuzluk toleransında fonksiyonel önemi olduğu anlaşılmıştır (Kawano ve ark., 2010). *Drosophila* larvalarının beslenme periyodunda nemli ortamda bulduklarında *Desi* geninin ifadesinin azalması, bunun tersi kurak ortamda bulduklarında ise bu genin ifadesininin artması bu genin *Drosophila* larvalarında susuzluk direncine karşı verilen cevap ile ilişkili olduğu ortaya konmuştur (Kawano ve ark., 2010).

### **2.5.2. Tuz Toleransı**

NaCl hayvanların osmoregülasyonu ve nöral işleyişleri gibi çeşitli fizyolojik fonksiyonlar için oldukça önemlidir (Russell ve ark., 2011). Tuzluluk miktarının organizmaların iç sıvılarının izoozmotik noktasının altında veya üstünde olması metabolizmalarını ve su dengesini bozmaktadır. Özellikle sucul organizmalar temiz suların tuzluluğu, su asidifikasyonu, ötrofikasyon gibi birçok stres faktörüyle karşı karşıya kalmaktadır. Bu gibi etkiler organizmaların performanslarını, stres cevaplarını ve komünite yapısını değiştirebilmektedir (Velasco ve ark., 2019). Vücutta tuz alımını düzenlenmesi, organizma için tehlikeli olabilecek yüksek tuz miktarı bulunan çevrelerden kaçınma gibi davranışlarla ve bünyelerindeki tuzun atılması gibi metabolik mekanizmalar sayesinde sağlanır (Russell ve ark., 2011). Hem sodyum hem de klor canlıların sindirim mekanizmaları için gerekli olmasına rağmen vücutta depolanmaz ve dışarıdan alınması gereken maddelerdir (Niewalda ve ark., 2008). Bu nedenle söz konusu mekanizmaların mevcut NaCl konsantrasyonlarına ve canlının iç dengesine veya ihtiyaçlarına bağlı olarak değişiklik göstermektedir.

Dünya çapında artacağı öngörülen tuz konsantrasyonlarının birçok bitkide (Magistad ve ark., 1943; Zhu, 2001; Parida ve Das, 2005; Ashraf ve Orooj., 2006), bazı sucul canlılarda (Schofield, 1976; Vanessa ve ark., 2014; Hintz ve Relyea., 2019) etkileri çoğu

araştırmanın konusu olmuştur. İklim değişimiyle birlikte meydana gelecek olan tuz miktarındaki artışın, canlılar üzerindeki etkilerinin öngörülebilmesi için çalışmaların model organizmalarla yapılması önemlidir. Çünkü model organizmaların fizyolojisi, çevresel değişkenlere verdikleri biyolojik yanıtlar, adaptasyon ve evrim mekanizmaları uzun yıllardır çalışılmaktadır.

Laboratuvarımızda 2019 yılında farklı *D. melanogaster* doğal populasyonları kullanılarak tuz toleranslarıyla ilgili bir ön çalışma hazırlanmıştır. Ankara, Şanlıurfa, Elazığ, Hatay, Almanya ve Uganda populasyonları kullanılarak yapılan çalışmada, farklı doğal populasyonların besiyeri içeriğindeki tuz miktarının yumurtadan pupa evresine geçişi incelenmiştir. Deneyde, tuz içermeyen besiyeri (kontrol grubu), orta miktarda tuz içeren besiyeri (%1.7) ve yüksek miktarda tuz içeren besiyeri (%3.8) kullanılmıştır. Ön çalışmanın sonucunda çevredeki tuzluluk oranı *D. melanogaster* populasyonlarının fenotipik cevapları etkilenmiştir. Russell ve arkadaşlarının (2011) yaptığı bir çalışmada ise farklı tuz konsantrasyonlarında tutulan *D. melanogaster* larvalarının buldukları konsantrasyondan daha düşük konsantrasyondaki besiyerine aktarıldığında NaCl'ye afinite gösterdiklerini, yüksek konsantrasyondaki besiyerine aktarımlarında ise tuzdan kaçınma davranışı gösterdikleri gözlenmiştir. Elde edilen bu sonuç, larvaların besiyeri içeriğindeki tuza adapte olduklarını göstermektedir (Russell ve ark., 2011).

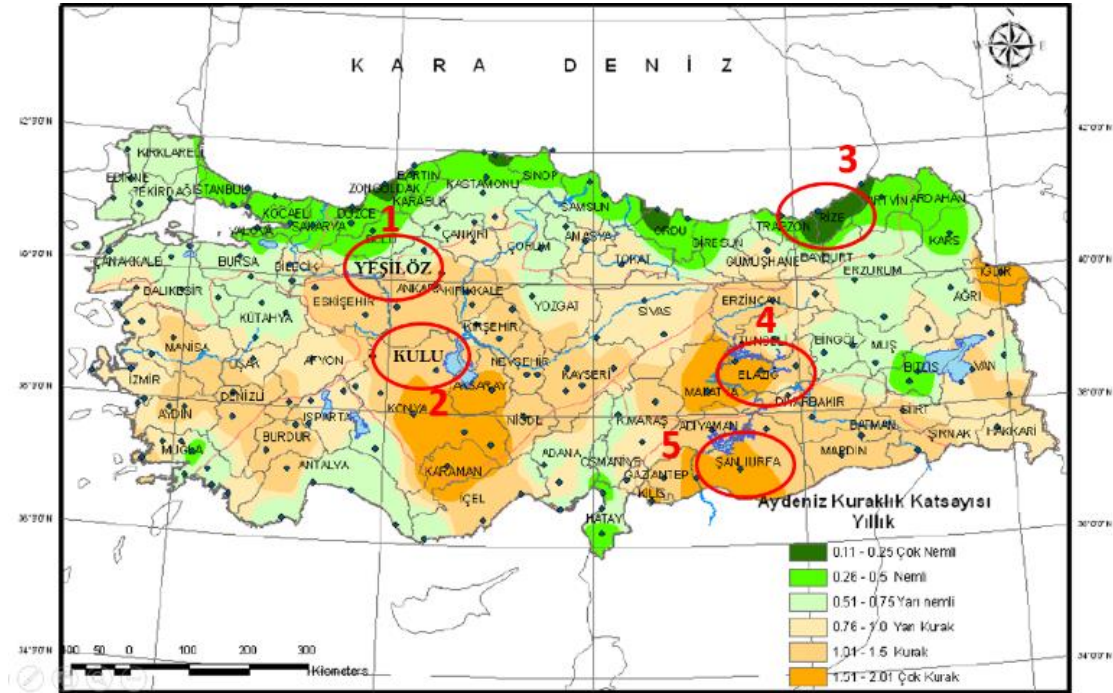
Tuz toleransının doğal varyasyon gösterdiği *D. melanogaster*'in dört populasyon ile yapılan bir deneysel evrim çalışması ile kanıtlanmıştır. Çalışma, dört populasyonun 28 yıl boyunca %5, %6, %7.5 ve %9.5 tuz konsantrasyonlarında seçim sonrası bazı karakterlerin ölçülmesini ve tuz toleransında varyasyonuna neden olan lokusların belirlenmesini hedeflemiştir. Tuz toleranslı bireyler yüksek NaCl içeren ortamlarda daha hızlı gelişim göstermişlerdir ve nemli besiyerlerinden daha uzağa pupalaşma eğilimi sergilemişlerdir. Sonuçta, farklı konsantrasyonlardaki tuz miktarının larval gelişim süresini, hayatta kalabilirliği ve pupalaşma davranışını etkilediği elde edilmiştir (Riedl ve ark., 2016). Stergiopoulos ve arkadaşlarının (2009) ile benzer sonuçlar elde edilerek larval ve pupal tuz toleransının farklı lokuslar ilişkili olduğu gösterilmiştir (Riedl ve ark., 2016). Pupal yaşayabilirlik ile ilişkili lokusların bir kısmı 3. kromozomun sağ kolunda, *In(3R)Payne* inversiyon bölgesi içerisinde tanımlanmıştır (Riedl ve ark., 2016). Ayrıca *Salty dog* SLC5 simporter, *Drosophila*'da tuz stres cevabını düzenleyen bir gen olduğunu ve yüksek tuz içerikli besinlerde hayatta kalmayı sağlayan temel bir işleve sahip olduğu bilinmektedir (Stergiopoulos ve ark., 2009).

Tüm bunlar göz önünde bulundurulduğunda karasal organizmaların ileride karşılaşacağı tuz birikimi hayatta kalma ve diğer yaşam öyküsü karakterlerinde önemli değişikliklere yol açma potansiyeli vardır. Kurak, yarı kurak ve nemli bölgelerdeki model organizma olan *Drosophila* türlerinin iklim değişimine verecekleri stres cevapları tam olarak bilinmemektedir ve farklılık göstereceği tahmin edilebilir. Bu nedenle farklı iklimsel bölgelerden toplanan populasyonların tuz tolerans aralıklarının belirlenmesi bu populasyonların gelecekte değişen iklime verecekleri yanıtları öngörebilmek bakımından önemli bilgiler verebilir.

### 3. MATERYAL VE METOT

#### 3.1. Kullanılan Populasyonlar

Bu çalışmada, kuraklık ve tuzluluk oranı bakımından değişiklik gösteren beş farklı coğrafi bölgede (kurak, yarı kurak ve nemli) bulunan doğal *D. melanogaster* populasyonları ile çalışılmıştır (Şekil 3.1). Populasyonlar, Mayıs 2018’de Elazığ Çatalharman’dan, Mayıs 2018’de Şanlıurfa Harran’dan, Temmuz’da 2020’de Ankara Yeşilöz’den, Eylül 2020’de Konya Kulu’dan ve Temmuz 2020’de Rize Çamlıhemşin’den toplanarak izodişi soy hatları (tek dişinin kurucu olduğu soy hatları) yöntemi ile laboratuvarında kültüre alınmıştır. Populasyonların toplandığı bölgelerin iklimsel verileri Çizelge 3.1’de verilmektedir.



Şekil 3. 1. Çalışmada kullanılan populasyonların toplandıkları bölgedeki kuraklık katsayılarının gösterimi (Harita, <http://www.mgm.gov.tr> adresinden alınmıştır).

Çizelge 3.1’de verilen iklimsel değişkenler, Çatalharman ve Çamlıhemşin için toplandığı aya ait veriler ve diğer populasyonlar için toplandığı aydan bir önceki aya ait verileri göstermektedir. *D. melanogaster* yaşam döngüsünü yaklaşık 10-15 günde tamamlamaktadır. Bu nedenle topladığımız soy hatlarını temsil eden dişi bireyler yaklaşık 10-15 gün öncesinde yumurta veya larva evresinde olduğu düşünülebilir. *D. melanogaster* yumurta ve pupa evrelerinde hareketsiz kaldıkları için doğal seçilimin en çok etki gösterdiği gelişim basamaklarıdır. Çatalharman ve Çamlıhemşin populasyonları ay sonunda toplandıkları için, analizlerde toplandıkları aya ait iklimsel veriler kullanılmıştır.

**Çizelge 3. 1.** *D. melanogaster* populasyonlarının toplandığı bölgelerin coğrafi ve iklimsel değişkenler (İklimsel değişkenler toplandıkları yıl ve aya aittir. Bu veriler, MGM -Meteoroloji Genel Müdürlüğü’nden ve Yeşilöz için Güdül, Çatalharman için Çötel Köyü; diğer bölgeler için aynı bölgenin istasyonlarından alınmıştır).

	<b>KONYA- KULU</b>	<b>ANKARA- YEŞİLÖZ</b>	<b>RİZE- ÇAMLIHEMŞİN</b>	<b>ELAZIĞ- ÇATALHARMAN</b>	<b>ŞANLIURFA- HARRAN</b>
<b>ENLEM</b>	39,05°	40,15°	41,00 °	38,49°	35,51°
<b>BOYLAM</b>	33,05°	32,15°	40,59°	39,08°	39,01°
<b>RAKIM (METRE)</b>	994	682	325	997	470
<b>YAĞIŞ (AYLIK TOPLAM, MM)</b>	0.0	62.5	147.8	72.2	20.4
<b>ORTALAMA NEM (AYLIK, %)</b>	34.0	68.5	96.8	76.0	44.6
<b>ORTALAMA MİNİMUM NEM (AYLIK, %)</b>	19.3	33.7	78.7	47.3	21.0
<b>ORTALAMA MAKSİMUM NEM (AYLIK, %)</b>	53.9	94.9	100.0	95.1	67.4
<b>ORTALAMA SICAKLIK (AYLIK, °C)</b>	23.2	20.2	20.5	17.3	19.0
<b>ORTALAMA MİNİMUM SICAKLIK (AYLIK, °C)</b>	14.7	12.8	17.2	13.0	11.3
<b>ORTALAMA MAKSİMUM SICAKLIK (AYLIK, °C)</b>	31.2	38.5	25.5	22.2	26.8

### **3.1.1 Soy Hatlarının Kültürünün Yapılması**

Doğadan toplanarak laboratuvara getirilen *D. melanogaster* dişileri, izodişi soy hatları oluşturmak üzere dişi bireyler ayrı ayrı besiyeri içeren tüplere alınmıştır ve tek bir dişiden meydana gelen döllerin devamlılığı sağlanmıştır. Böylece yapılan deneylerin standart koşullarda gerçekleştirilebilmesi için tüm soy hatlarının tek bir genotipi temsil etmesi sağlanmıştır. Soy hatlarının kültürü standart laboratuvar koşullarındaki (25 °C, %60 nem ve 12:12 aydınlık : karanlık fotoperiyodu) iklim kabinlerinde devam ettirilmiştir.

Standart koşullarda ortalama hayat döngüsü (yumurtadan ergine) 10 - 15 gün olan *D. melanogaster*'in soy hatlarının kültürü standart besiyeri (1 litre için; 45 g mısır unu, 50 g şeker, 35 g maya, 10 g agar, 5 mL propiyonik asit ve 1,4 g/7 mL Metil Paraben/Etanol çözeltisi) içeren tüplerde yaklaşık 3 haftada bir yenilenerek devam ettirilmiştir. Kültürlerin devamında ergin bireyler taze besiyerine aktarıldıktan 3 gün sonra kültür tüplerindeki larval rekabeti önleyebilmek ve kuşakların birbirine karışmasını engellemek için tüplerden uzaklaştırılmıştır.

Farklı zamanlarda toplanan populasyonlar arasında laboratuvar adaptasyonuna bağlı farklılıkların önlenmesi için soy hatları en erken F5'te (5. kuşakta) deneylere alınmıştır. Böylece tüm soy hatlarının benzer oranda laboratuvar adaptasyonu kazandığı kabul edilmiştir.

## **3.2. Moleküler Çalışmalar**

### **3.2.1. DNA izolasyonu**

Moleküler analizlerin için DNA izolasyonu her bir soy hattından 20 erkek birey kullanılarak toplam 79 soy hattı için gerçekleştirilmiştir. DNA izolasyonu PureLink Genomic DNA Kit (Invitrogen) ile üreticinin belirlediği protokol kullanılarak yapılmıştır. Elde edilen DNA'ların konsantrasyon ölçümleri için BioSpec-Nano Spectrophotometer (Shimadzu) cihazı kullanılmıştır. Uygun konsantrasyon ve saflıktaki DNA'lar inversiyon taramaları için kullanılmıştır.

### **3.2.2. Kromozomal İversiyonların Amplifikasyonu**

Bu tez kapsamında *In(2L)t*, *In(3R)K* ve *In(3R)Payne* inversiyonları çalışılmıştır. Soy hatlarının taşıdığı inversiyonları belirlemek için PZR (Polimeraz Zincir Reaksiyonu) gerçekleştirilerek jel elektroforezinde görüntülenmiştir. Görüntüleme sonucunda soy hatlarının taşıdıkları inversiyonlar belirlenmiştir. Böylece populasyonların bu üç inversiyon bakımından frekansları hesaplanmıştır.

### 3.2.2.1. *In(2L)t* İnversonunun Amplifikasyonu

2. kromozomun sol kolunda bulunan, yaklaşık 11 milyon bp uzunluğundaki (2,225,744-13,154,180) *In(2L)t* inversonunun genotiplenmesi için, Andolfatto ve arkadaşlarının (1999) oluşturdukları protokole göre tasarladıkları *In(2L)t\_stC545* (5'-GACTCTTTCTGCTTCGATCACTAAG-3'), *In(2L)t\_stG18* (5'-CCGTTCCCACCGCACAGAGTTGCCTGTC-3') ve *In(2L)t\_InA151* (5'-TATTTTGGTGGCCTGTTTCAG-3') primerleri kullanılarak tespit edilmiştir (Andolfatto ve ark., 1999). Üç primer ile gerçekleştirilen bu protokol ile tek bir PZR amplifikasyonu ile hem inversonlu hem de standart kromozomların tespiti mümkün olmaktadır. Amplifikasyon çözeltisi 1x Buffer, 2 mM MgCl<sub>2</sub>, 0,1 mM dNTP, 0,25 mM primerler ve 0,25 U Taq polimeraz ile hazırlanmıştır. Üç primer ile yapılan PZR, sırasıyla 94 °C'de 30 saniye, 53 °C'de 30 saniye, 72 °C'de 30 saniye ve her bir aşama 30 döngü olacak şekilde ayarlanmıştır. Elde edilen 6 µL PZR ürünleri 100 bp'lik DNA belirteci ile %2'lik agaroz jelde yürütülmüştür. 500 bp büyüklüğündeki amplifikasyon ürünü standart kromozoma, 250 bp büyüklüğündeki amplifikasyon ürünü ise inversonlu kromozoma işaret etmektedir. Buna göre soy hatları sadece 500 bp'de amplifikasyon ürününe sahip ise homozigot standart, sadece 250 bp'de amplifikasyon ürününe sahip ise homozigot inversonlu, hem 500 bp'de hem de 250 bp'de amplifikasyon ürününe sahip ise heterozigot inversonlu olarak genotiplenmiştir.

### 3.2.2.2. *In(3R)K* İnversonunun Amplifikasyonu

3. kromozomun sağ kolunda bulunan, yaklaşık 14 milyon bp uzunluğundaki (11,750,567-26,140,370) *In(3R)K* inversonunun genotiplenmesi için iki aşamalı PZR reaksiyonu gerçekleştirilmiştir. İlk aşamada *In(3R)K\_prox\_std+* (5'-TTTtagccaacgcaataggg-3') ve *In(3R)K\_prox\_std-* (5'-AGCCCGTGTGGTAATCGTAG-3') primerleri (Corbett-Detig ve Hartl, 2012) kullanılarak tüm soy hatları için amplifikasyon gerçekleştirilmiştir ve uygun PZR reaksiyonu yapılmıştır. Amplifikasyon çözeltisi 1x Buffer, 2 mM MgCl<sub>2</sub>, 0,1 mM dNTP, 0,25 mM primerler ve 0,5 U Taq polimeraz ile hazırlanmıştır. Buna göre, PZR sırasıyla 94 °C'de 2 dakika, 58 °C'de 75 saniye, 72 °C'de 30 saniye ve her bir aşama 30 döngü olacak şekilde ayarlanmıştır. Elde edilen 6 µL PZR ürünleri 100 bp'lik DNA belirteci ile %2'lik agaroz jelde yürütülmüştür. 1227 bp büyüklüğündeki amplifikasyon ürünü standart kromozoma işaret etmektedir.



İkinci aşamada, In(3R)K\_dist\_inv+ (5'-CGTAATCCCGGCTTTAGGA-3') ve In(3R)K\_dist\_inv- (5'-TGAAAGGGTGGCATTGTTT-3') primerleri (Corbett-Detig ve Hartl, 2012) kullanılarak tüm soy hatları için amplifikasyon gerçekleştirilmiştir ve uygun PZR reaksiyonu yapılmıştır. Amplifikasyon çözeltisi 1x Buffer, 2,5 mM MgCl<sub>2</sub>, 0.1 mM dNTP, 0,25 µM primerler ve 2.5 U Taq polimeraz ile hazırlanmıştır. Buna göre PZR sırasıyla 94 °C'de 2 dakika, 54 °C'de 30 saniye, 72 °C'de 30 saniye ve her bir aşama 30 döngü olacak şekilde ayarlanmıştır. Elde edilen 6 µL PZR ürünleri 100 bç'lik DNA belirteci ile %2'lik agaroz jelde yürütülmüştür. 1227 bç büyüklüğündeki amplifikasyon ürünü standart kromozoma, 218 bç büyüklüğündeki amplifikasyon ürünü ise inversiyonlu kromozoma işaret etmektedir. Buna göre soy hatları sadece 1227 bç'de amplifikasyon ürününe sahip ise homozigot standart, sadece 218 bç'de amplifikasyon ürününe sahip ise homozigot inversiyonlu, hem 1227 bç'de hem de 218 bç'de amplifikasyon ürününe sahip ise heterozigot inversiyonlu olarak genotiplenmiştir.

### 3.2.2.3. *In(3R)Payne* inversiyonunun amplifikasyonu

3. kromozomun sağ kolunda bulunan, yaklaşık 8 milyon bç uzunluğundaki (16,432,209-24,744,010) *In(3R)P* inversiyonunun genotiplenmesi için PZR reaksiyonu gerçekleştirilmiştir. P2- (5'-AAATGCTGCACGTAATTGTAAGTTATGAGC-3') (Matzkin ve ark., 2005) ve Tok 24813- (5'-TTTGTGGTGTCTGTGTGAGCTGC-3') (Sezgin ve ark., 2004) primerleri kullanılarak tüm soy hatları için amplifikasyon gerçekleştirilmiştir ve uygun PZR reaksiyonu yapılmıştır. Amplifikasyon çözeltisi 1x Buffer, 2,5 mM MgCl<sub>2</sub>, 0,08 mM dNTP, 0,25 mM primerler ve 0,2 U Taq polimeraz ile hazırlanmıştır. Buna göre, PZR sırasıyla 94 °C'de 2 dakika, 60 °C'de 30 saniye, 72 °C'de 30 saniye ve her bir aşama 30 döngü olacak şekilde ayarlanmıştır. Elde edilen 6 µL PZR ürünleri 100 bç'lik DNA belirteci ile %2'lik agaroz jelde yürütülmüştür. 663 bç büyüklüğündeki amplifikasyon ürünü inversiyonlu kromozoma işaret etmektedir. Buna göre soy hatları 663 bç'de amplifikasyon ürününe sahip ise inversiyonlu kromozom, 663 bç'de amplifikasyon ürününe sahip değilse standart kromozom olarak genotiplenmiştir.

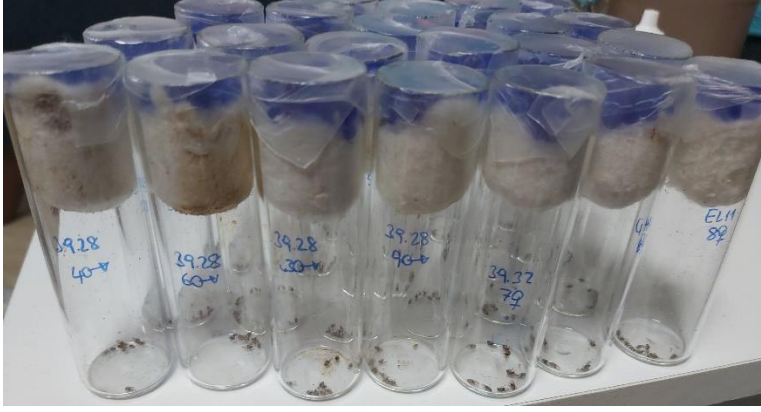
### 3.3. Susuzluk Toleranslarının Ölçülmesi

Farklı kuraklık seviyelerine sahip bölgelerden toplanan beş doğal *D. melanogaster* populasyonunun susuzluk stresine karşı vereceği cevapların anlaşılması için susuzluk toleransları ölçülmüştür. Bu deney için Kulu populasyonundan 15, Harran populasyonundan 13, Çatalharman populasyonundan 12, Yeşilöz populasyonundan 15 ve

Çamlıhemşin populasyonundan 19 soy hattı olmak üzere toplam 74 soy hattı kullanılmıştır.

Deneye alınacak sineklerde ölçülen stres cevabına yansıyabilecek çevresel etkileri en aza indirmek için iki kuşak öncesinden soy hatları standart çevresel koşullar altında çoğaltılmıştır. Bunun için ilk aşamada tüplerde kültüre alınan soy hatları, 50 ml besiyeri içeren kültür şişelerine aktararak yumurtlamaları sağlanmış, aynı ergin bireyler 72 saat sonra yeni kültür şişelerine aktararak 72 saat üremeleri sağlandıktan sonra şişelerden uzaklaştırılmıştır. Bu şişelerden yaklaşık 10-15 gün sonra çıkan erginler CO<sub>2</sub> ile bayılarak kontrollü çaprazlar gerçekleştirilmiştir. Bu çaprazlar, her soy hattı için 6 adet 10 ml besiyeri içeren büyük tüplerde yirmişi dişi ve onar erkek bireyin çaprazlanması ile gerçekleştirilmiş ve bu ergin bireyler 24 saat sonra tüplerden uzaklaştırılmıştır. 10-15 gün sonra pupasyonu tamamlanan yavrudöllerin çıkışını takiben her soy hattına ait 1-3 gün yaşında olan 100 dişi ve 100 erkek yavru birey CO<sub>2</sub> ile bayılarak, eşey ayrı olarak 10'ar adet besiyeri içeren tüplere aktarılmıştır. Bireyler, verilen anestezinin etkisinden kurtulması amacıyla en az 48 saat iklim kabinlerinde bekletilmiştir. Böylece her soy hattı için gelişimini standart çevresel laboratuvar koşullarında tamamlayan susuzluk deneyine alınacak sinekler elde edilmiştir.

Susuzluk deneyine alınmak üzere besiyeri içeren tüplerde bulunan 3-7 gün yaşındaki bireyler boş cam tüplere aktarılmıştır. Cam tüpler, pamuk tıpa ile kapatılarak tıpanın üzerine 2 g silika jel tartılarak eklenmiş ve tüplerin hava ile temasını kesmek amacıyla ağızları Parafilm ile kapatılmıştır (Şekil 3.2). Bu şekilde tüpün içerisindeki nemin seviyesi düşürülerek kuru ortam sağlanmıştır. Bireylerin cam tüplere alındığı an 0. saat olarak kabul edilmiştir ve bu noktadan itibaren 5. saatte başlamak üzere saat başı yapılan sayımlar ile ölen bireyler sayılarak ölüm saati not edilmiştir. Bu sayım, son birey ölene kadar devam etmiştir. İlk 5 saatte meydana gelen ölümler susuzluğa bağlı olmayan ölümler olarak kabul edilip analiz dışı bırakılmıştır (15071 bireyde toplam 9 birey).



Şekil 3. 2. Susuzluk toleransı ölçümü için hazırlanan cam tüpler.

### 3.4. Soy Hatlarının Farklı Tuz Konsantrasyonlarında Gelişim Süresinin İncelenmesi

Populasyonların tuza toleransları için gerçekleştirilen gelişim deneyinde kullanılan tuz konsantrasyonlarını belirlemek için öncelikle populasyonlar için toksik etki yaratacak dozlar belirlenmiştir. Bunun için bireylerin %100'ünü öldüren doz (LD100) tespit edilmiştir. Konsantrasyonlar, laboratuvarımızda daha önce yapılan bir ön çalışma baz alınarak belirlenmiştir. Buna göre her populasyona ait rastgele 5 soy hattı seçilmiştir ve her bir tüp 7 ml olacak şekilde, tuz içermeyen kontrol grubu (%0), %2, %3, %4, %5 ve %6 tuz oranlarına sahip besiyerleri kullanılmıştır. Bu besiyerleri tüm soy hatlarından, her tuz oranına sahip besiyeri için 3'er tekrar şeklinde gerçekleştirilmiştir. Ayrıca besiyerinde tuzun homojen olarak dağılmasını sağlamak için tuz ılık su içerisinde çözdürülerek, besiyeri piştikten sonra eklenmiş ve besiyerine iyice karışması sağlanmıştır. Böylece, populasyonlar arası varyasyonun en iyi gözlemlendiği tuz konsantrasyonlar %2 ve %3 olarak saptanarak gelişim deneyi bu dozlar kullanılarak gerçekleştirilmiştir.

Soy hatlarının farklı tuz konsantrasyonlarında gelişim süresinin incelenmesi için öncelikle laboratuvar koşullarında kültürü yapılan populasyonlara ait soy hatları 50 ml besiyeri içeren şişelerde çoğaltılmıştır. İki kuşak sonra çıkan yavru bireyler, 20 dişi ve 10 erkek olacak şekilde kontrollü çiftleştirme yapılması amacıyla 10 ml besiyeri içeren yeni tüplere aktarılmıştır. 24 saat sonra erginler bu tüplerden uzaklaştırılmıştır ve deney koşulları olan 25 °C, %60 nem ve 12:12 aydınlık : karanlık fotoperiyot koşullarına sahip iklim kabinlerine kaldırılmıştır. Bu çaprazlar sonrası her soy hattından meydana gelen yavrular, yumurtlamayı arttırmak için ortasında su ile macun kıvamına getirilmiş maya bulunan, %2 agar dökülmüş petri kapları ile kapatılan yumurta toplama kafeslerine alınmıştır (Şekil 3.3). Yumurtalar, ince uçlu pens yardımı ile toplanmıştır. Toplanan

yumurtalar %0 (kontrol), %2 ve %3 tuz konsantrasyonu içeren 7 ml besiyerlerine 40'ar adet ve her konsantrasyon için 3 tekrar olacak şekilde aktarılmıştır. Böylece her soy hattı için toplam 360 yumurta toplanmıştır. Yumurtaların besiyerine aktarıldığı gün ve saat not edilerek gelişim süresinin 0. saati olarak kabul edilmiştir. Geceleri metabolik aktivitenin yavaş olması, pupasyon ve ergin çıkışlarının çoğunlukla sabaha karşı ve akşamüzeri olduğundan tüpler günde üç defa, 08:30-12:30-16:30 saatlerinde kontrol edilerek yumurtadan pupaya (Y-P) ve yumurtadan ergine (Y-E) gelişim süreleri ölçülmüştür. Her soy hattına ait pupadan ergine (P-E) gelişim süresi verileri, yumurtadan ergine ve yumurtadan pupaya gelişim sürelerinden çıkarılarak elde edilmiştir. Ayrıca, çıkan erginlerin eşeyleri belirlenerek eşey oranları hesaplanmıştır. Bununla birlikte oluşan pupalar ve erginler sayılarak yumurtadan pupaya, yumurtadan ergine yaşayabilirlikler ölçülmüştür. Pupadan ergine gelişim süresinde yaşayabilirlik verileri, yumurtadan ergine yaşayabilirlik verilerinden, yumurtadan pupaya yaşayabilirlik verileri çıkarılarak elde edilmiştir.

Gelişim deneyleri her popülasyona ait soy hatlarından rastgele beşer soy hattı seçilerek, 3 set oluşturularak gerçekleştirilmiştir.



**Şekil 3.3.** Farklı tuz konsantrasyonlarında gelişim süresi belirlenmesi için kullanılan yumurta toplama kafesleri ve agar dökülmüş petrilere.

### 3.5. İstatistiksel Analizler

#### 3.5.1. İncersiyon Frekanslarının Analizi

Bu tez kapsamında, tüm soy hatlarında  $In(2L)t$ ,  $In(3R)P$  ve  $In(3R)K$  incersiyon frekansları hesaplanmıştır. Buna göre soylar standart kromozom dizilimine sahip, homokaryon veya heterokaryon incersiyonlu şekilde not edilmiştir. İncersiyon frekansları homokaryon veya heterokaryon incersiyonu taşıyan soy hattı sayılarının, toplam soy hattı sayısına bölünerek, popülasyonlardaki frekansları hesaplanmıştır. Elde edilen frekansların ve popülasyona ait soy hatlarında görüldüğü sayının görselleştirilmesi için R programında (R Core Team, 2021) “readxl” (Wickham ve Bryan, 2019), “ggplot2” (Wickham, 2016) ve “scales” (Wickham ve Seidel, 2020) paketleri kullanılmıştır.

#### 3.5.4. Soy Hatlarının Susuzluk Toleransının Analizi

Popülasyonlara ait susuzluk toleransları ölçülmesi deneyinde elde edilen verilerinin aykırı değerleri (outlier) belirlenmiştir ve ilk 5 saatteki ölüm verileriyle birlikte veri setinden çıkarılmıştır. 15072 bireyden 60 birey aykırı değer olarak belirlenmiştir ve R programında (v.4.0.5) (R Core Team, 2021) popülasyon ve eşey ayrı “readxl” (Wickham ve Bryan, 2019) ve “ggplot2” (Wickham, 2016) paketleri kullanılarak oluşturulan kutu-cizgi grafiği incelenerek veri setinden çıkarılmıştır. Ortalama susuzluk toleransı süresi verilerinin normal dağılım gösterip göstermediği SPSS (Version.22) istatistik programı (IBM Corp., 2013) kullanılarak belirlenmiştir.

Eşeyler arası fark, R programında “lsmeans” (Lenth, 2016), “emmeans” (Lenth, 2021), “Matrix” (Bates ve Maechler, 2021) ve “lme4” (Bates ve ark., 2015) paketleri kullanılarak, genel doğrusal karma model (Generalized Linear Mixed Model GLMM) ile maksimum olabilirlik (Maximum Likelihood – ML) yöntemi seçilerek analiz edilmiştir. Model iç içe geçmiş (nested) model şeklinde oluşturulmuştur. Rassal (random) faktörler olduğu için analizler “lmer” fonksiyonu ile gerçekleştirilmiştir. Modelde sabit etkili (fixed effect) olarak eşey, rassal etkili (random effect) olarak soy hattı, replikalar ve popülasyonlar kullanılmıştır. Soy hatları popülasyon ile replikalar ise soy hatları ile iç içe geçirilmiştir. Modelde  $Süre$ =ölüm zamanı,  $Pop$ =Popülasyonları,  $Soy$ = soy hatlarını,  $Rep$ = replikaları göstermektedir. Analizler,

$$lmer(Süre \sim Eşey + (1 | Soy : Pop) + (1 | Rep : Soy : Pop))$$

modeli kullanılarak gerçekleştirilmiştir ve eşeyssel farklılık  $p < 0.0001$  düzeyinde istatistiksel olarak anlamlı bulunmuştur. Eşeyssel farklılığın yarattığı anlamlılık populasyon ve soy farklarını maskeleyememesi için analizler eşey ayrı olarak sürdürülmüştür. Eşey ayrı analizler aynı paketlerle ve yine iç içe geçmiş (nested) model ile gerçekleştirilmiştir. Modelde sabit etkili (fixed effect) olarak populasyonlar, rassal etkili (random effect) olarak soy hattı ve replikalar kullanılmıştır. Soy hatları populasyon ile iç içe geçirilmiştir. Replikalar ise soy hatları ile iç içe geçirilmiştir. Modelde *Süre*=ölüm zamanı, *Pop*= Populasyonları, *Soy*= soy hatlarını, *Rep*= replikaları göstermektedir. Eşey ayrı analizler,

$$\text{Imer}(\text{Süre} \sim \text{Pop} + (1 \mid \text{Soy} : \text{Pop}) + (1 \mid \text{Rep} : \text{Soy} : \text{Pop}))$$

modeli kullanılarak yapılmıştır ve daha sonra *post hoc* ikili karşılaştırmalar için *Tukey* testi kullanılmıştır.

Grafiklerin hazırlanmasında R programında (v.4.0.5) (R, 2021) “readxl” (Wickham ve Bryan, 2019), “ggplot2” (Wickham, 2016), “ggpubr” (Kassambara, 2020), “plyr” (Wickham, 2011) ve “rcompanion” (Mangiafico, 2021) paketleri kullanılmıştır. Grafiklerdeki 32popülasyon32ar arası farkların ikili karşılaştırmaları yine *Tukey* testi ile “multcomp” (Hothorn ve ark., 2008) paketi kullanılarak gerçekleştirilmiştir.

### **3.5.5. Farklı Tuz Konsantrasyonlarında Gelişim Süresinin Analizi**

Y-P, P-E ve Y-E’ e gelişim süresi verilerinin toplam 17,425 bireyden 136 birey aykırı değer olarak, R programında (v.4.0.5) (R Core Team, 2021) populasyonlar ve dozlar ayrı “readxl” (Wickham ve Bryan, 2019) ve “ggplot2” (Wickham, 2016) paketleri kullanılarak oluşturulan kutu-çizgi grafiği incelenerek veri setinden çıkarılmıştır. Ayrıca, gelişim süresi analizlerinde her konsantrasyon ve gelişim basamağı bakımından veri elde edilen soy hatları kullanılmıştır. Bu nedenle P-E %3 tuz konsantrasyonunda pupa veya ergin oluşumu gözlenmediği için Kulu, Çatalharman ve Çamlıhemşin populasyonlarından birer soy hattı tüm analizlerin dışında bırakılmıştır.

Farklı tuz konsantrasyonlarında ortalama gelişim süresi verilerinin normal dağılım gösterip göstermediği SPSS (Version.22) istatistik programı (IBM Corp., 2013) kullanılarak belirlenmiştir. Elde edilen veriler, R programında “lsmeans” (Lenth, 2016), “emmeans” (Lenth, 2021), “Matrix” (Bates ve Maechler, 2021) ve “lme4” (Bates ve ark., 2015) paketleri kullanılarak, genel doğrusal karma model ile maksimum olabilirlik (Maximum Likelihood – ML) yöntemi seçilerek analiz edilmiştir. Model, iç içe geçmiş model şeklinde oluşturulmuştur. Rassal faktörler olduğu için analizler “lmer” fonksiyonu ile gerçekleştirilmiştir. Modelde Y-P ve P-E verileri için sabit etkili olarak populasyonlar ve doz, rassal etkili olarak soy hattı, replika ve set kullanılmıştır. Soy hatları populasyon ile iç içe geçirilmiştir. Replikalar ise soy hatları ile iç içe geçirilmiştir. Y-E verileri için bu modele ‘eşey’ sabit etkili faktör olarak eklenmiştir. Modelde *Süre*=Gelişim süresini, *Doz*=Tuz konsantrasyonlarını, *Pop*=Populasyonları, *Soy*=Soy hatlarını, *Rep*=Replikaları, *Set*= Setleri ve *Eşey*=Eşeyi göstermektedir. Buna göre yumurtadan pupaya gelişim süresinin analizi için;

$$lmer(Süre \sim Doz + Pop + Pop*Doz + (1 | Soy : Pop) + (1 | Rep : Soy : Pop) + (1 | Set))$$

modeli kullanılmıştır.

Gelişim süresi deneyinin yumurtadan ergine gelişim süresi aşamasında eşeyler de modele dahil edilerek;

$$lmer(Süre \sim Doz + Pop + Eşey + Pop*Doz + Eşey*Pop + Eşey*Doz*Pop + (1 | Soy : Pop) + (1 | Rep : Soy : Pop) + (1 | Set))$$

modeli kullanılmıştır.

Gelişim süresi deneyinin pupadan ergine gelişim süresi aşamasında ise, soy hatlarının Y-E gelişim süresi verilerinden Y-P gelişim süresi verileri çıkarılarak elde edildiği için replikalar modele dahil edilmemiştir ve analizlerde

$$lmer(Süre \sim Doz + Pop + Pop*Doz + (1 | Line : Pop) + (1 | Set))$$

modeli kullanılmıştır.

*Post hoc* için *Tukey* testi ile ikili karşılaştırmalar yapılarak veriler yorumlanmıştır. Grafiklerin hazırlanmasında R programında (v.4.0.5) (R, 2021) “readxl” (Wickham ve

Bryan, 2019), “ggplot2” (Wickham, 2016), “dplyr” (Wickham ve ark., 2021), “patchwork” (Pedersen, 2020) paketleri kullanılmıştır.

### 3.5.6. Farklı Tuz Konsantrasyonlarında Yaşayabilirlik Analizi

Populasyonların Y-P, P-E ve Y-E farklı tuz konsantrasyonlarında yaşayabilirlikleri hesaplanmıştır. Yaşayabilirlik analizlerinde, farklı çevresel koşulların organizmaların yaşayabilirliklerine etkisinin anlaşılabilmesi için standart çevresel koşul, kontrol grubu olarak kullanılmıştır. Y-P ve Y-E yaşayabilirlikler iki türlü hesaplanmıştır. Birincisinde standart çevresel koşullardaki yaşayabilirlik %100 kabul edilerek ve tuz konsantrasyonlarındaki yaşayabilirlikler kontrol grubuna göre hesaplanmıştır. İkinci hesaplamalar ise kontrol grubundaki yaşayabilirliklere bakmadan, toplam yumurta sayısından gelişen pupa ve erginler olarak hesaplanmıştır. P-E verilerinde ise tek bir hesap gerçekleştirilmiştir ve pupadan ergine yaşayabilirlikler direkt olarak hesaplanmıştır. Kontrol grubu olarak, %0 tuz konsantrasyonu kullanılmıştır. Elde edilen veriler, R programında (R Core Team, 2021) gelişim süresi deneyinde kullanılan paketler kullanılarak, genel doğrusal karma model ile maksimum olabilirlik yöntemi seçilerek analiz edilmiştir. Model iç içe geçmiş model şeklinde oluşturulmuştur. Rassal faktörler olduğu için analizler “lmer” fonksiyonu ile gerçekleştirilmiştir. Modelde sabit etkili olarak populasyonlar ve doz, rassal etkili olarak soy hattı ve set kullanılmıştır. Soy hatları populasyon ile iç içe geçirilmiştir. Modelde *Yaşayabilirlik*=Yaşayabilirlik oranlarını, *Pop*=Populasyonları, *Doz*=Dozları ve *Soy*=Soy hatlarını göstermektedir. Y-P ve Y-E için hesaplanan iki yaşayabilirlik verisi ile P-E verileri için ayrı ayrı uygulanmıştır. Model,

$$lmer(\text{Yaşayabilirlik} \sim \text{Doz} + \text{Pop} + \text{Pop} * \text{Doz} + (1 | \text{Soy} : \text{Pop}))$$

kullanılarak analiz gerçekleştirilmiştir ve daha sonra *post hoc* ikili karşılaştırmalar için *Tukey* testi kullanılmıştır.

### 3.5.5. Fenotipik verilerin, inversiyonların ve iklimsel/coğrafi verilerle ilişkilerinin birbirleriyle analizi

Soy hatlarından elde edilen fenotipik veriler ile iklimsel ve coğrafi veriler arasındaki ilişkinin yorumlanabilmesi için uygun regresyon modeli SPSS (Version.22) programı (IBM Corp., 2013) kullanılarak elde edilmiştir. Böylece, ölçülen fenotipik karakterlerin iklimsel ve coğrafi değişkenlerle ilişkisi analiz edilmiştir. Uygun regresyon modeli belirlenirken, doğrusal olan ve doğrusal olmayan regresyon modelleri hazırlanmıştır.



Elde edilen modellerde “Tahminin Standart Hatası” en düşük olan model veriyi en iyi açıklayan model olduğundan en uygun regresyon modeli olarak seçilmiştir.

*In(2L)t* inversiyonu için veri seti soy hatlarının homokaryon inversiyonlu, heterokaryon inversiyonlu ve homokaryon standart olarak hazırlanmıştır. Fakat homokaryon inversiyon taşıyan soy hatlarının örneklem sayısı çok küçük (6 soy hattı) olduğu için, *In(2L)t* inversiyonu için yapılan analizlerde inversiyonu taşıyan ve taşımayan soy hatları olarak değerlendirilmiştir. *In(3R)K* inversiyonunu homokaryon olarak taşıyan soy hattı bulunmadığı için, analizler inversiyonu taşıyan ve taşımayan soy hatları olarak gerçekleştirilmiştir. *In(3R)Payne* inversiyonu için inversiyonu taşıyan ve taşımayan soy hatları olarak analizler gerçekleştirilmiştir. Populasyonlara ait soy hatlarından elde edilen fenotipik verilerin homokaryon standart ile homokaryon veya heterokaryon inversiyonlu soy hatlarının fenotipik cevapları arasındaki fark *Kruskal-Wallis* testiyle analiz edilmiştir ve daha sonra *post hoc* ikili karşılaştırmalar için *Wilcoxon* testi kullanılmıştır. Grafiklerin hazırlanmasında R programında (R Core Team, 2021) “readxl” (Wickham ve Bryan, 2019), “ggpubr” (Kassambara, 2020), “afex” (Singman ve ark., 2021) ve “ggstatsplot” (Patil, 2021) paketleri kullanılmıştır.

Ayrıca *In(2L)t*, *In(3R)K* ve *In(3R)Payne* inversiyonlarının fenotipik karakterler ile iklimsel ve coğrafi değişkenlerle nokta çift serili korelasyon (point biserial correlation) analizi yapılmıştır. Analiz, R programında (R Core Team, 2021) “lrm” paketi kullanılarak (Rizopoulos, 2006) gerçekleştirilmiştir. Modelde *İklim*=Ortalama sıcaklık, ortalama maksimum sıcaklık, ortalama minimum sıcaklık, ortalama nem, ortalama maksimum nem, ortalama minimum nem ve yağış değişkenlerini, *İnversiyon*=İnversiyonların homokaryon ve heterokaryon inversiyonlu, homokaryon standart olarak kodlanmış verilerini, *Coğrafi*=Enlem, boylam ve rakım değişkenlerini göstermektedir. Her iklimsel ve coğrafi değişken için inversiyonlar ayrı ayrı analiz edilmiştir. Modelde,

$$cor.test(\text{İklim}, \text{İnversiyon}, use = c("all.obs", "complete.obs"), level = 2)$$
$$cor.test(\text{Coğrafi}, \text{İnversiyon}, use = c("all.obs", "complete.obs"), level = 2)$$

kullanılarak analiz gerçekleştirilmiştir. Analiz iki değişkenli kategorik bir veri ile kategorik olmayan bir veri arasındaki korelasyonun analizi temeline dayandığı için standart dizilimli kromozoma sahip olanlar “0”, bir veya iki inversiyonlu kromozom taşıyanlar “1” olarak kodlanmıştır. Böylece değişkenlerin ilişkisi yorumlanmaya çalışılmıştır.

Fenotipik karakterlerin birbirleriyle olan ilişkisi için de R programında (R Core Team, 2021) “lrm” paketi kullanılarak (Rizopoulos, 2006) Pearson korelasyon analizleri gerçekleştirilmiştir. Modelde *Susuzluk*=Susuzluk toleransı süresini, *Gelişim*= Farklı tuz konsantrasyonlarında gelişim sürelerini, *Yaşayabilirlik*=Farklı tuz konsantrasyonlarında yaşayabilirliği göstermektedir. Y-P, Y-E ve P-E gelişim süresi ve yaşayabilirlik verileriyle her doz için ayrı ayrı analiz edilmiştir. Modelde,

```
cor.test(susuzluk, gelişim, use = c("all.obs", "complete.obs"))
```

```
cor.test(susuzluk, yaşayabilirlik, use = c("all.obs", "complete.obs"))
```

```
cor.test(gelişim, yaşayabilirlik, use = c("all.obs", "complete.obs"))
```

kullanılarak analiz gerçekleştirilmiştir.

## 4. BULGULAR

### 4.1. Moleküler Çalışmalar

Bu tez kapsamında beş *D. melonagaster* popülasyonunda *In(2L)t*, *In(3R)Payne* ve *In(3R)K* inversiyonlarının frekansı araştırılmıştır. Söz konusu inversiyonların, farklı tuz konsantrasyonlarındaki gelişim süresi, yaşayabilirlik ve susuzluk toleransı karakterleriyle ilişkisini değerlendirmek amaçlanmıştır.

Her bir soy hattı homolog kromozomların ikisi de standart dizilime sahip ise ‘homozigot standart’, homolog kromozomlardan ikisi de inversiyonlu dizilime sahip ise ‘homozigot inversiyonlu’ ve homologlardan biri standart dizilim diğeri ise inversiyonlu dizilime sahip ise ‘heterozigot inversiyonlu’ olarak genotiplenmiştir. Genotip frekansları her bir inversiyon için homozigot standart, homozigot inversiyonlu ve heterozigot inversiyonlu kromozoma sahip soy hatlarının ayrı ayrı toplam soy hattı sayısına bölünerek hesaplanmıştır.

Genotiplemede Kulu popülasyonu için 15, Harran popülasyonu için 14, Çatalharman popülasyonu için 14, Yeşilöz popülasyonu için 16, Çamlıhemşin popülasyonu için 20 olmak üzere toplam 79 soy hattı kullanılmıştır.

#### 4.1.1. *In(2L)t* İversiyonu

İkinci kromozomun sol kolunda bulunan *In(2L)t* inversiyonunun frekansı Çizelge 4.1’de verilmektedir.

Çizelge 4.1’e bakıldığında Kulu popülasyonu %80, Harran popülasyonu %50, Çatalharman popülasyonu %36, Yeşilöz popülasyonu %25 ve Çamlıhemşin popülasyonu %60 oranında heterokaryon inversiyon taşımaktadır. Homokaryon inversiyon ise Kulu popülasyonu %13, Harran popülasyonu %0, Çatalharman popülasyonu %7, Yeşilöz popülasyonu %12 ve Çamlıhemşin popülasyonu %5 oranında taşımaktadır. Kulu popülasyonu %6, Harran popülasyonu %50, Çatalharman popülasyonu %57, Yeşilöz popülasyonu %63 ve Çamlıhemşin popülasyonu %35 oranında homokaryon standart dizilimli kromozoma sahiptir. Buna göre, ortalama maksimum frekansta homokaryon ve heterokaryon inversiyon taşıyan Kulu, en yüksek oranda homokaryon standart kromozoma sahip popülasyon ise Yeşilöz popülasyonudur.

**Çizelge 4. 1.** Populasyonların  $In(2L)t$  inversiyonunu heterokaryon, homokaryon olarak ve homokaryon standart (inversiyon taşımayan) olarak populasyonlardaki frekansı.

$In(2L)t$				
Populasyonlar	Soy Hattı Sayısı	Homokaryon Standart	Heterokaryon İversiyon	Homokaryon İversiyon
Kulu	15	0,06 (1 Soy Hattı)	0,80 (12 Soy Hattı)	0,13 (2 Soy Hattı)
Harran	14	0,50 (7 Soy Hattı)	0,50 (7 Soy Hattı)	0,00 (0 Soy Hattı)
Çatalharman	14	0,57 (8 Soy Hattı)	0,36 (5 Soy Hattı)	0,07 (1 Soy Hattı)
Yeşilöz	16	0,63 (10 Soy Hattı)	0,25 (4 Soy Hattı)	0,12 (2 Soy Hattı)
Çamlıhemşin	20	0,35 (7 Soy Hattı)	0,60 (12 Soy Hattı)	0,05 (1 Soy Hattı)

#### 4.1.2. $In(3R)K$ İversiyonu

Üçüncü kromozomun sağ kolunda bulunan  $In(3R)K$  inversiyonunun frekansı Çizelge 4.2’de verilmektedir.

Çizelge 4.2’ye bakıldığında  $In(3R)K$  inversiyonunun genel olarak populasyonlardaki frekansının çok düşük olduğu görülmektedir. Çatalharman ve Çamlıhemşin populasyonlarında  $In(3R)K$  inversiyonu hiçbir soy hattında bulunmazken Kulu ve Harran populasyonları %7 ve Yeşilöz populasyonu %37 oranında heterokaryon olarak  $In(3R)K$  inversiyonunu taşıdığı saptanmıştır. Sadece Harran populasyonunda %7 oranında inversiyonu homokaryon olarak taşıdığı belirlenmiştir.

Buna göre, tüm populasyonların büyük oranda homokaryon standart dizilime sahip kromozom taşıdığı ve standart kromozom frekansı Kulu populasyonu %93, Harran populasyonu %86, Çatalharman populasyonu %100, Yeşilöz populasyonu %63 ve Çamlıhemşin populasyonunda %100 olarak hesaplanmıştır.

**Çizelge 4. 2.** Populasyonların  $In(3R)K$  inversiyonunu heterokaryon, homokaryon olarak ve homokaryon standart (inversiyon taşımayan) olarak populasyonlardaki frekansı.

$In(3R)K$				
Populasyonlar	Soy Hattı Sayısı	Homokaryon Standart	Heterokaryon İversiyon	Homokaryon İversiyon
Kulu	15	0,93 (14 Soy Hattı)	0,07 (1 Soy Hattı)	0,00 (0 Soy Hattı)
Harran	14	0,86 (12 Soy Hattı)	0,07 (1 Soy Hattı)	0,07 (1 Soy Hattı)
Çatalharman	14	1,00 (14 Soy Hattı)	0,00 (0 Soy Hattı)	0,00 (0 Soy Hattı)
Yeşilöz	16	0,63 (10 Soy Hattı)	0,37 (6 Soy Hattı)	0,00 (0 Soy Hattı)
Çamlıhemşin	20	1,00 (20 Soy Hattı)	0,00 (0 Soy Hattı)	0,00 (0 Soy Hattı)

#### 4.1.3. $In(3R)P$ İversiyonu

Üçüncü kromozomun sağ kolunda bulunan  $In(3R)P$  inversiyonunun frekansı Çizelge 4.3'te verilmektedir.

**Çizelge 4. 3.** Populasyonların  $In(3R)P$  inversiyonunu heterokaryon veya homokaryon olarak ve homokaryon standart (inversiyon taşımayan) olarak populasyonlardaki frekansı.

$In(3R)P$			
Populasyonlar	Soy Hattı Sayısı	Homokaryon Standart	Heterokaryon veya Homokaryon İversiyon
Kulu	15	0,67 (10 Soy Hattı)	0,33 (5 Soy Hattı)
Harran	14	0,36 (5 Soy Hattı)	0,64 (9 Soy Hattı)
Çatalharman	14	0,93 (13 Soy Hattı)	0,07 (1 Soy Hattı)
Yeşilöz	16	0,56 (9 Soy Hattı)	0,44 (7 Soy Hattı)
Çamlıhemşin	20	0,10 (2 Soy Hattı)	0,90 (18 Soy Hattı)

Çizelge 4.3'e bakıldığında Kulu populasyonu %33, Harran populasyonu %64, Çatalharman populasyonu %7, Yeşilöz populasyonu %44 ve Çamlıhemşin populasyonu %90 oranında *In(3R)P* inversiyonunu taşımaktadır ve en yüksek inversiyon frekansı Çamlıhemşin populasyonunda tespit edilmiştir. Buna bağlı olarak standart kromozoma sahip soy hatlarının oranı ise Kulu populasyonunda %67, Harran populasyonunda %36, Çatalharman populasyonunda %93, Yeşilöz populasyonunda %56 ve Çamlıhemşin populasyonunda %10 olarak hesaplanmıştır.

Aynı kromozomun aynı kolunda bulunan ve belirli oranda aynı bölgeleri kapsayan *In(3R)K* ve *In(3R)P* (bkz. Bölüm 3.2.2.2. ve 3.2.2.3) birlikte bulunması için heterozigot durumda taşıyıyor olması gerekmektedir. Nitekim sadece Harran populasyonunun bir soy hattında homozigot olarak bulunan *In(3R)K* inversiyonu *In(3R)P* inversiyonu taşımamaktadır (bkz. Ek1). Diğer taraftan Yeşilöz populasyonunda *In(3R)K* inversiyonunu heterozigot olarak taşıyan altı soy hattında *In(3R)P* inversiyonunu da taşıdığı tespit edilmiştir (bkz. Ek1).

#### **4.2. Soy hatlarının Susuzluk Toleransının Ölçülmesi**

Farklı coğrafi (kurak- yarı kurak ve nemli) bölgelerden toplanmış *D. melanogaster* populasyonlarının susuzluk toleransını ölçmek için, soy hatlarının susuzluğa bağlı ölüm zamanları belirlenmiştir. Bireylerin susuz koşullara maruz kalması sonucu hayatta kalabildiği süre, susuzluk toleransının bir ölçütü olarak değerlendirilmiştir. Populasyonların susuzluk koşulunda ortalama hayatta kalma sürelerinin betimleyici istatistikleri Çizelge 4.4'te ve soy hatlarına ait betimleyici istatistikler ise Çizelge Ek 1'de verilmiştir.

Her soy hattı için yaklaşık olarak toplam 200 birey (100 dişi, 100 erkek) deneye alınmıştır. Çizelge 4.4. incelendiğinde eşey karışık olarak Kulu populasyonuna ait 2955 birey ile 15 soy hattı, Harran populasyonuna ait 2558 birey ile 13 soy hattı, Çatalharman populasyonuna ait 2378 birey ile 12 soy hattı, Yeşilöz populasyonuna ait 3555 birey ile 15 soy hattı ve Çamlıhemşin populasyonuna ait 3564 birey ile 19 soy hattı kullanılmıştır. Bu karakter toplam 74 soy hattında ölçülmüştür.

**Çizelge 4. 4.** Populasyonlara ait eşey ayrı ve eşey karışık ortalama susuzluk toleransı süreleri (saat) ve standart sapmaları (SS), soy hattı sayıları, örneklem sayıları (N) ve varyasyon katsayıları.

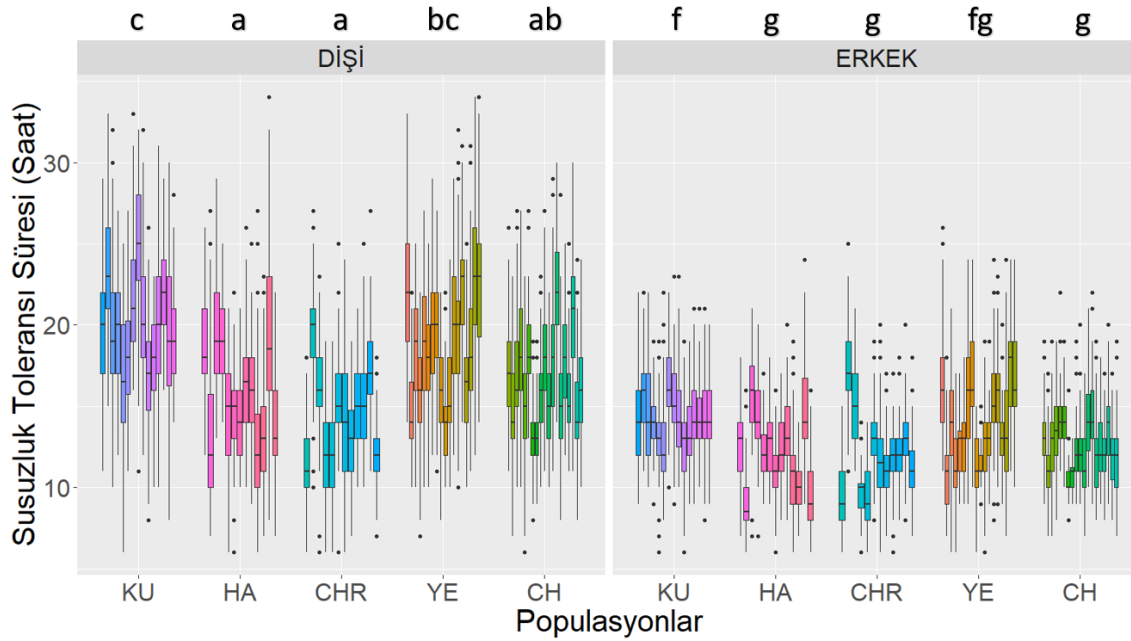
Populasyonlar	Soy Hattı Sayısı	Dişi		Erkek		Eşey Karışık	
		N	Ortalama susuzluk toleransı süresi (saat) ± SS	N	Ortalama susuzluk toleransı süresi (saat) ± SS	N	Ortalama susuzluk toleransı süresi (saat) ± SS
<b>Kulu</b>	15	1478	19,98 ± 4,40	1477	14,30 ± 2,68	2955	17,14 ± 4,62
<b>Harran</b>	13	1279	15,80 ± 4,22	1279	12,22 ± 2,98	2558	14,01 ± 4,07
<b>Çatalharman</b>	12	1192	14,53 ± 3,67	1186	12,05 ± 3,19	2378	13,29 ± 3,65
<b>Yeşilöz</b>	15	1780	18,69 ± 4,44	1775	13,87 ± 3,23	3555	16,28 ± 4,57
<b>Çamlıhemşin</b>	19	1788	16,83 ± 3,92	1776	12,55 ± 2,32	3564	14,70 ± 3,87

Susuzluk toleransı süresinin eşeyssel dimorfizm gösteren bir fenotipik karakter olduğu bilinmektedir. Populasyonların eşeyler arası susuzluk toleransları anlamlı bir fark gösterdiğinden ( $F= 7516.9$ ,  $p<0.0001$ ) analizler eşey ayrı olarak gerçekleştirilmiştir.

Literatürle uyumlu olarak dişiler erkeklerden daha yüksek bir susuzluk toleransı göstermiş olmasına rağmen, bazı soylarda bu karakter için eşeyler arası fark göstermemiştir. Ancak genel olarak dişiler daha uzun süre erkekler ise daha kısa bir süre susuzluk koşullarını tolere etmişlerdir. Bu farklılık yaygın olarak vücut büyüklüğü ile açıklanmaktadır. Soy bazında eşeyler arası farkların analiz sonuçları Harran ve Çamlıhemşin populasyonlarından birer soy hattı ve Çatalharman populasyonundan 3 soy hattı toplam 5 soy hattında eşeyssel farklılıkların olmadığı bulunmuştur. Geriye kalan 69 soy hattının tamamında ise susuzluk koşullarında dişiler erkeklerden daha uzun yaşamıştır.

Eşey ayrı populasyonlar arası farklar analiz edilirken yine *iç içe geçirilmiş ANOVA* testi kullanılmıştır. *İç içe geçirilmiş ANOVA* analizinde hem dişilerin ( $F= 9.9$ ,  $p<0.0001$ ) hem de erkeklerin ( $F= 4.5$ ,  $p=0.0026$ ) populasyonlar arası farklılıkları anlamlı bulunmuştur. Bu farklılığın hangi populasyonlardan kaynaklandığını belirleyebilmek için *Tukey* testi gerçekleştirilmiştir. Buna göre susuzluğu en uzun tolere edebilen populasyon Kulu (dişiler ortalama = 19,98 saat, erkekler ortalama 14,30 saat), en kısa tolere edebilen populasyon ise Çatalharman (dişiler ortalama = 14,53 saat, erkekler ortalama = 12,05

saat) olmuştur (Şekil 4.1). Yapılan analiz sonucunda Yeşilöz populasyonunun dişileri hem Çatalharman ( $t=4.122$ ,  $p=0.0004$ ) hem de Harran ( $t=2.893$ ,  $p=0.0312$ ) populasyonlarının dişilerinden anlamlı olarak farklı bulunmuştur. Kulu populasyonu dişileri ise Çamlıhemşin ( $t=3.648$ ,  $p=0.0025$ ), Çatalharman ( $t=5.508$ ,  $p<0.0001$ ) ve Harran ( $t=4.130$ ,  $p=0.0002$ ) dişilerinden istatistiksel olarak anlamlı fark gösterdiği bulunmuştur (bkz. Şekil 4.2 grafik üstü *post-hoc* sonuçları). Kulu populasyonu erkekleri Çamlıhemşin ( $t=2.827$ ,  $p=0.0379$ ), Çatalharman ( $t=3.249$ ,  $p=0.0102$ ) ve Harran ( $t=3.098$ ,  $p=0.0167$ ) populasyonu erkeklerinden anlamlı derecede farklılık göstermiştir (bkz. Şekil 4.2 grafik üstü *post-hoc* sonuçları).



**Şekil 4. 1.** Soy hatlarına ait eşey ayrı ait susuzluk toleranslarını saat olarak veren kutu grafiği. Eşey ayrı populasyonlar arası ikili karşılaştırma (Tukey testi) sonuçları grafiğin üstündeki harflerle gösterilmektedir Bar üzerinde soy hattının medyan değeri çizgi ile gösterilmektedir. Soy hatlarının çeyrekler arası aralığı ile minimum ve maksimum değerler özetlenmiştir. KU; Kulu, HA; Harran, CHR; Çatalharman, YE; Yeşilöz ve CH; Çamlıhemşin populasyonlarını temsil etmektedir.

### 4.3. Farklı Tuz Konsantrasyonlarında Gelişim Sürelerinin Ölçülmesi

Farklı coğrafi bölgelerden toplanmış beş *D. melanogaster* populasyonunun soy hatlarının, %0 (kontrol), %2 ve %3 tuz içeren besiyerlerinde gelişim süreleri takip edilmiştir. Böylece yumurtadan pupaya, pupadan ergine ve yumurtadan ergine ortalama gelişim süreleri ölçülmüştür. Her konsantrasyon ve gelişim aşaması bakımından veri elde edilen soy hatları kullanılmıştır. Bu koşulu sağlayamayan Kulu, Çatalharman ve Çamlıhemşin'den birer soy hattı analizler dışında bırakılmıştır. Buna göre gelişim süresi



deneyinde Kulu popülasyonundan 14 soy hattı; Harran popülasyonundan 12 soy hattı; Çatalharman popülasyonundan 13 soy hattı; Yeşilöz popülasyonundan 16 soy hattı ve Çamlıhemşin popülasyonundan 15 soy hattı analizlerde kullanılmıştır (Çizelge 4.5). Sadece her üç konsantrasyonda veri elde edilen soy hatları kullanılarak elde edilen popülasyonların ortalama Y-P, Y-E ve P-E gelişim sürelerinin betimleyici istatistikleri Çizelge 4.5.'te ve soy hatlarına ait betimleyici istatistikler ise Çizelge Ek2'de verilmiştir.

Y-P ve Y-E gelişim süreleri tuz konsantrasyonu artmasıyla artış gösterirken, P-E böyle bir etki gözlenmemiştir. Elde edilen dozlar arası ortalama gelişim süreleri arasındaki farklar analiz edilirken *iç içe geçirilmiş ANOVA* testi kullanılmıştır. Y-P, Y-E ve P-E gelişim aşamaları için ayrı ayrı yapılan analizlerde doz faktörü istatistiksel olarak anlamlı bulunmuştur (Y-P:  $F=11.9$   $p<0.0001$ ; Y-E:  $F=16.4$ ,  $p<0.0001$ ; P-E:  $F=7.6$   $p=0.0005$ ). Popülasyon etkisi ise Y-P ve Y-E anlamlı bulunurken (Y-P:  $F=4.2$ ,  $p=0.0045$ ; Y-E:  $F=5.0$ ,  $p=0.0011$ ), P-E gelişim süresi için istatistiksel olarak anlamsız bulunmuştur. Farklılıkların hangi dozlardan kaynaklandığını anlamak için *Tukey* testi ile ikili karşılaştırmalar yapılmıştır. Buna göre Y-P ve Y-E, %2 ve %3 tuz içeren besiyerlerinde kontrol grubu olarak kullanılan, standart besiyerindeki (%0 tuz) gelişim süresinden daha uzun olduğu ve bu farkın istatistiksel olarak anlamlı ( $p<0.0001$ ) olduğu bulunmuştur. Benzer şekilde %2 ve %3 tuz konsantrasyonundaki ortalama gelişim süreleri arasındaki fark da  $p<0.0001$  düzeyinde anlamlı bulunmuştur. P-E için yapılan ikili karşılaştırmalarda ise ikili karşılaştırmalara göre %2 tuz içeren besiyerinde kontrol grubu olarak kullanılan, standart besiyerindeki (%0 tuz) gelişim süresinden yine daha uzun olduğu ve bu farkın  $p=0.0003$  ( $t=3.914$ ) düzeyinde istatistiksel olarak anlamlı olduğu bulunmuştur. Diğer dozlar arası ikili karşılaştırmalar ise istatistiksel olarak anlamsız bulunmuştur.

Y-P gelişim süresi bakımından (Şekil 4.9. A) %0 tuz konsantrasyonunda en kısa Kulu ve Çamlıhemşin popülasyonlarında, en uzun gelişim süresi Çatalharman popülasyonunda ölçülmüştür. %2 tuz konsantrasyonunda Yeşilöz popülasyonu en kısa ortalama gelişim süresine sahipken, Çamlıhemşin ve Çatalharman popülasyonları ise en uzun ortalama gelişim süresine sahip olmuştur. %2 tuz konsantrasyonunda ikili karşılaştırmalarda ise sadece Yeşilöz ve Çamlıhemşin yumurtadan pupaya ortalama gelişim süreleri arasındaki fark istatistiksel olarak anlamlı bulunmuştur ( $F=3.9$ ,  $p=0.0067$ ).

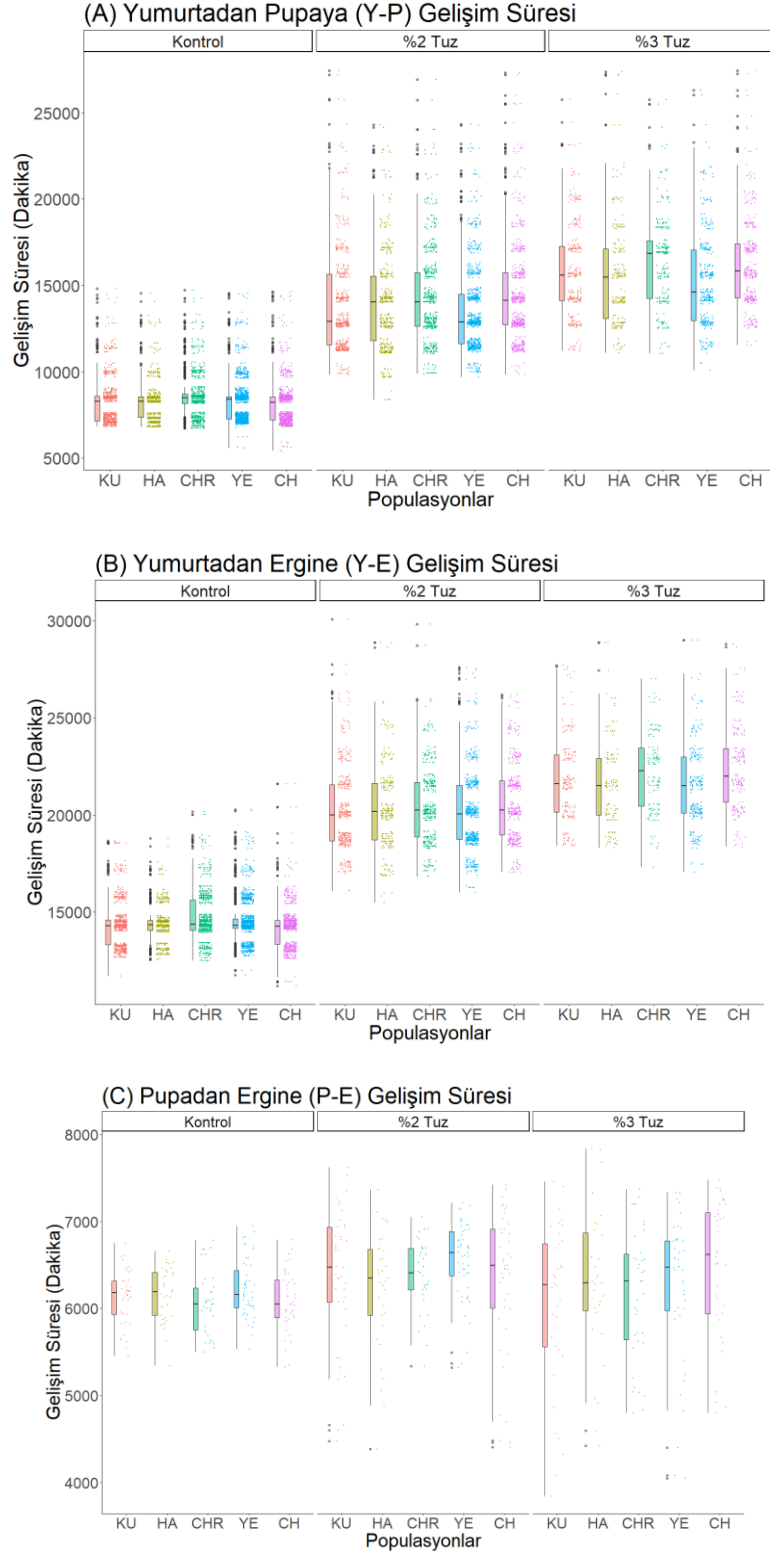
**Çizelge 4. 5.** Populasyonların farklı tuz konsantrasyonlarında yumurtadan pupaya (Y-P), yumurtadan ergine (Y-E) ve pupadan ergine (P-E) ortalama gelişim süresi (dakika) ± standart sapma (SS) değerlerini ve Y-E için eşey verilerini gösteren çizelge.

Populasyonlar	Soy Hattı Sayısı	Gelişim Süresi	Eşey	Ortalama Gelişim Süresi (dakika) ± SS		
				%0 Tuz (kontrol)	%2 Tuz	%3 Tuz
Kulu	14	Y-P	-	8162,12 ± 1249,69	13933,18 ± 2911,60	15838,88 ± 2771,41
		Y-E	Dişi	14105,73 ± 1098,36	20376,83 ± 2030,98	21922,63 ± 2148,75
			Erkek	14423,37 ± 1062,97	20119,52 ± 2229,51	21676,85 ± 2259,04
			Eşey karışık	14317,49 ± 1089,11	20192,24 ± 2108,90	21799,10 ± 2202,52
P-E	-	6129,99 ± 309,88	6356,84 ± 794,85	6044,36 ± 941,91		
Harran	12	Y-P	-	8237,84,85 ± 1095,28	14021,37 ± 2872,56	15604,58 ± 3077,69
		Y-E	Dişi	14275,57 ± 904,27	20783,20 ± 2615,57	21832,33 ± 2489,87
			Erkek	14477,07 ± 882,05	20018,95 ± 1749,78	21336,13 ± 1908,21
			Eşey karışık	14368,75 ± 898,96	20369,57 ± 2218,75	21576,71 ± 2214,88
P-E	-	6162,49 ± 303,13	6220,55 ± 691,03	6287,27 ± 859,31		
Çatalharman	13	Y-P	-	8569,95 ± 1187,98	14315,44 ± 2606,11	16402,42 ± 2692,50
		Y-E	Dişi	14540,53 ± 1145,00	20774,59 ± 2106,24	22149,91 ± 2030,37
			Erkek	14818,02 ± 1181,21	20323,38 ± 1764,31	22273,79 ± 2028,99
			Eşey karışık	14680,53 ± 1198,32	20526,40 ± 1952,54	22204,77 ± 2023,39
P-E	-	6057,24 ± 355,88	6386,17 ± 400,93	6166,43 ± 751,33		
Yeşilöz	16	Y-P	-	8233,76 ± 1184,09	13637,19 ± 2455,75	15271,49 ± 2739,75
		Y-E	Dişi	14331,63 ± 1121,35	20230,70 ± 1985,97	21672,96 ± 2116,82
			Erkek	14615,97 ± 1013,93	19901,51 ± 1977,35	21226,19 ± 2127,51
			Eşey karışık	14467,07 ± 1080,48	20067,11 ± 1987,01	21460,54 ± 2129,65
P-E	-	6224,60 ± 330,46	6545,84 ± 450,70	6237,05 ± 839,03		
Çamlıhemşin	15	Y-P	-	8121,71 ± 1230,86	14526,68 ± 2854,06	16327,98 ± 2743,64
		Y-E	Dişi	14022,47 ± 988,21	20773,40 ± 2118,50	22612,99 ± 2319,22
			Erkek	14522,22 ± 1140,86	20659,79 ± 1914,48	22199,13 ± 1951,28
			Eşey karışık	14224,13 ± 1082,34	20695,12 ± 2027,52	22435,01 ± 2172,99
P-E	-	6087,59 ± 341,35	6325,67 ± 821,98	6465,68 ± 799,72		

Yeşilöz popülasyonu %3 tuz konsantrasyonunda da en hızlı gelişen popülasyon olurken yine en uzun gelişim süresi Çamlıhemşin ve Çatalharman popülasyonlarında ölçülmüştür (Çizelge 4.5.). %3 tuz konsantrasyonunda ikili karşılaştırmalarda ise Yeşilöz Çamlıhemşin ile ( $F=3.9$ ,  $p=0.0064$ ) ve Çatalharman ile ( $F=4.4$ ,  $p=0.0008$ ) ortalama gelişim süreleri arasındaki fark istatistiksel olarak anlamlı bulunmuştur.

Y-E gelişim süresi bakımından (Şekil 4.9. B) %0 tuz konsantrasyonunda aynı Y-P'da olduğu gibi yine en kısa Kulu ve Çamlıhemşin popülasyonlarında, en uzun gelişim süresi Çatalharman popülasyonunda ölçülmüştür. %2 ve %3 tuz konsantrasyonunda ise en kısa ortalama gelişim süresi Yeşilöz, en uzun ortalama gelişim süresi ise Çamlıhemşin popülasyonunda ölçülmüştür (Çizelge 4.5.). Yeşilöz ve Çamlıhemşin arasındaki fark %2 ( $F=3.8$ ,  $p=0.0103$ ) ve %3 tuz konsantrasyonlarında ( $F=5.1$ ,  $p<0.0001$ ) anlamlı farklılık gösterirken, %3 tuz konsantrasyonunda ayrıca Yeşilöz ve Çatalharman ( $F=4.1$ ,  $p=0.0025$ ) ile Harran ve Çamlıhemşin ( $F=3.9$ ,  $p=0.0082$ ) popülasyonlarının ortalama gelişim süreleri arasındaki fark istatistiksel olarak anlamlı bulunmuştur.

Standart koşullarda Y-P ve Y-E en hızlı ortalama gelişim süresine sahip olan Çamlıhemşin popülasyonu tuzlu koşullarda en uzun gelişim süresine sahip popülasyon olmuştur. Diğer taraftan Yeşilöz popülasyonunun yumurtaları tuzlu ortamda diğer popülasyonlara nazaran pupasyona ve ergin formuna daha hızlı ulaştığı ölçülmüştür. Ancak %0 ve %2 tuz konsantrasyonunda Yeşilöz popülasyonun metamorfoz sürecini en geç tamamlayan popülasyon olmuştur. Popülasyon, pupasyon için gerekli olan kritik vücut büyüklüğüne hızlı ulaşmış ancak metamorfozun tamamlanması (P-E) daha uzun bir zaman almıştır (Çizelge 4.5.) (Şekil 4.9.C). Buna karşın standart koşullarda Çatalharman popülasyonu Y-P ve Y-E gelişim süresi en uzun olan popülasyon olmasına rağmen pupadan ergine gelişim süresini en kısa sürede tamamlamıştır. Popülasyon, kritik vücut büyüklüğüne geçmek için daha uzun bir gelişim süresine ihtiyaç duymuş, buna karşın metamorfozu daha kısa bir zaman aralığında tamamlamıştır. %2 tuz konsantrasyonunda metamorfozu en hızlı tamamlayan Harran, %3 tuz konsantrasyonunda ise Kulu popülasyonları olmuştur. Ayrıca Kulu popülasyonunun P-E gelişim süresinin %3 tuz konsantrasyonunda %0 ve %2'ye göre daha kısa olduğu, Çatalharman ve Yeşilöz popülasyonlarının ise %3 tuz konsantrasyonunda gelişim süresinin %2'ye göre daha kısa olduğu görülmektedir (Çizelge 4.5.).



**Şekil 4. 2.** Populasyonların farklı tuz konsantrasyonu bulunan besiyerlerinde (A) yumurtadan pupaya (Y-P), (B) yumurtadan ergine (Y-E) ve (C) pupadan ergine (P-E) gelişim süresini (dakika) ve verilerin dağılımını gösteren grafik. Grafikte farklı tuz konsantrasyonlarında populasyonlara ait kutu grafiği ve yanında kutu grafiğiyle aynı renkte verilerin dağılımını temsil eden noktalar gösterilmektedir. Kutuların üzerindeki çizgi populasyonların medyan değerini vermektedir. Populasyonların çeyrekler arası aralığı ile minimum ve maksimum değerler özetlenmiştir. Soldan sağa doğru kontrol (%0), %2 tuz konsantrasyonu ve %3 tuz konsantrasyon gösterilmektedir.

Eşeye bağlı gelişim sürelerinin belirlenebildiği Y-E gelişim basamağı için eşeyssel farklar analiz edilmiştir. Yumurtadan ergine gelişim süresinin eşeyssel farklılıkları da iç içe geçirilmiş ANOVA testi ile analiz edilmiştir. Eşey faktörü istatistiksel anlamlı bir etkiye sahipken (F=10.4, p=0.001) aynı zamanda eşey populasyon etkileşimi (F=2.8, p=0.02) ile eşey doz etkileşimi (F=44.9, p<0.0001) istatistiksel olarak anlamlı bulunmuştur.

Populasyonların her doz için eşeyler arası farkı ikili karşılaştırmalar *Tukey* testi ile analiz edilmiştir. Buna göre sadece %0'da Çamlıhemşin (t=4.519, p=0.0023) ile %2'de ise Harran (t=4.909, p=0.0004) populasyonlarında yumurtadan ergine gelişim süresi eşeyler arası fark göstermiştir. Ayrıca, her dozun eşey ayrı, populasyonlar arası farkı test edilmiştir. Buna göre, %2 tuz konsantrasyonunda Çamlıhemşin erkekleri ile Harran (t=3.835, p=0.0371) ve Yeşilöz (t=4.289, p=0.0064) erkekleri arasındaki fark anlamlı bulunmuştur. %3 tuz konsantrasyonunda ise Yeşilöz populasyonu ile Çamlıhemşin populasyonu erkekleri (t=4.428, p=0.0035) ve de dişileri (t=3.876, p=0.0320) arasındaki fark anlamlı bulunmuştur. Yine %3 tuz konsantrasyonunda Yeşilöz ile Çatalharman populasyonlarının erkekleri (t=4.266, p=0.0070) arasındaki fark da anlamlı bulunmuştur.

#### **4.4. Yaşayabilirlik**

Populasyonların farklı tuz konsantrasyonlarında yumurtadan pupaya, pupadan ergine ve yumurtadan ergine yaşayabilirlik verileri hesaplanmıştır. Sadece her üç konsantrasyonda veri elde edilen soy hatları kullanılarak elde edilen populasyonların ortalama Y-P, Y-E ve P-E yaşayabilirliklerin betimleyici istatistikleri Çizelge 4.6'da ve soy hatlarına ait betimleyici istatistikler ise Çizelge Ek3'te verilmiştir.

Yaşayabilirlik hesaplamaları yapılırken iki yöntem kullanılmıştır. Bunlardan birincisi her 40 yumurtadan kaç pupanın geliştiğine dair gerçekleştirilen analiz olmuştur. Diğer hesaplama ise kontrol grubundaki, yani standart koşullarda populasyonun sahip olduğu yaşayabilirlik yüzdeleri populasyonun %100 yaşayabilirliği kabul edilerek gerçekleştirilen analiz olmuştur. Buna göre, yaşayabilirlik analizinde tuz konsantrasyonunun etkisinin anlaşılabilmesi için standart çevresel koşul, kontrol grubu olarak kabul edilmiştir.

Birinci yöntem ile yapılan analiz sonuçlarına göre (Çizelge 4.6), tuz içermeyen besiyerinde tüm gelişim basamakları (Y-P, Y-E ve P-E) için en yüksek yaşayabilirlik sırasıyla ortalama %64,41, %60,20 ve %93,46 ile Yeşilöz populasyonunda görülmüştür.

Yeşilöz popülasyonu tuza bağlı olarak da Y-E ve P-E en yüksek yaşayabilirliği gösterirken, Y-P %2 tuz konsantrasyonunda Çatalharman popülasyonu en yüksek yaşayabilirlik gösteren popülasyon olmuştur. Diğer taraftan tuz konsantrasyonu biraz daha arttığında (%3 tuz) popülasyonların yaşayabilirlikleri arasındaki fark azalmış ve Kulu, Çamlıhemşin ve Yeşilöz popülasyonları yüksek yaşayabilirlik göstermişlerdir. %0'da Y-P ve Y-E en düşük yaşayabilirliği gösteren Harran popülasyonu, tuz konsantrasyonuna bağlı olarak da yaşayabilirliği en düşük olan popülasyon olmuştur. Bu popülasyon gibi %2 tuz konsantrasyonunda Y-E yaşayabilirlik bakımından Çamlıhemşin de düşük yaşayabilirlik gösteren bir popülasyon olmuştur. P-E %0'da en düşük yaşayabilirlik Çamlıhemşin popülasyonunda gözlenirken, tuz konsantrasyonu biraz arttığında (%2 tuz) hem Çamlıhemşin hem de Çatalharman popülasyonlarının düşük yaşayabilirlik gösterdiği gözlenmiştir. %3 tuz konsantrasyonunda Çamlıhemşin %60,37 ile yaşayabilirlik oranını biraz arttırırken en düşük yaşayabilirliği %58,47 ile Çatalharman popülasyonu göstermiştir (Çizelge 4.6).

**Çizelge 4. 6.** Popülasyonların farklı tuz konsantrasyonlarında yumurta sayıları, yumurtalardan gelişen pupa ve ergin sayıları ile yüzde olarak yaşayabilirliklerini gösteren çizelge. KU: Kulu, HA:Harran, CHR:Çatalharman, YE:Yeşilöz ve CH:Çamlıhemşin popülasyonlarını temsil etmektedir.

Popülasyonlar	Gelişim Basamağı	%0 Tuz (Kontrol)			%2 Tuz			%3 Tuz		
		Yumurta/Pupa Sayısı	Pupa/Ergin Sayısı	Yaşayabilirlik (%)	Yumurta/Pupa Sayısı	Pupa/Ergin Sayısı	Yaşayabilirlik (%)	Yumurta/Pupa Sayısı	Pupa/Ergin Sayısı	Yaşayabilirlik (%)
KU	Y-P	1680	954	56,79	1680	543	32,32	1680	297	17,68
	Y-E	1680	873	51,96	1680	423	25,18	1680	192	11,43
	P-E	954	873	91,51	543	423	77,9	297	192	64,65
HA	Y-P	1440	672	46,67	1440	432	30	1440	223	15,49
	Y-E	1440	603	41,88	1440	327	22,71	1440	137	9,51
	P-E	672	603	89,73	432	327	75,69	223	137	61,43
CHR	Y-P	1560	957	61,35	1560	624	40	1560	248	15,9
	Y-E	1560	878	56,28	1560	422	27,05	1560	145	9,29
	P-E	957	878	91,75	624	422	67,63	248	145	58,47
YE	Y-P	2040	1314	64,41	2040	801	39,26	2040	358	17,55
	Y-E	2040	1228	60,2	2040	666	32,65	2040	266	13,04
	P-E	1314	1228	93,46	801	666	83,15	358	266	74,3
CH	Y-P	1800	909	50,5	1800	603	33,5	1800	323	17,94
	Y-E	1800	794	44,11	1800	409	22,72	1800	195	10,83
	P-E	909	794	87,35	603	409	67,83	323	195	60,37

Populasyonlara ait tüm soy hatları kullanılarak elde edilen dozlar arası yaşayabilirliklerin arasındaki fark analiz edilirken yine *iç içe geçirilmiş ANOVA* testi kullanılmıştır. Y-P, Y-E ve P-E gelişim aşamaları için ayrı ayrı yapılan analizlerde doz faktörü istatistiksel olarak anlamlı bulunmuştur (Y-P:  $F=362.4$ ,  $p<0.0001$ ; Y-E:  $F=405.5$ ,  $p<0.0001$ ; P-E:  $F=128.4$ ,  $p<0.0001$ ). Bu farklılıkların hangi dozlardan kaynaklandığını anlamak için *Tukey* testi ile ikili karşılaştırmalar yapılmıştır. Buna göre, tüm gelişim basamaklarında kontrol grubu olarak kullanılan, standart besiyerindeki (%0 tuz) yaşayabilirliğin %2 ve %3 tuz içeren besiyerlerindeki yaşayabilirlikten daha fazla olduğu ve bu farkın istatistiksel olarak  $p<0.0001$  düzeyinde anlamlı olduğu bulunmuştur. Benzer şekilde %2 ve %3 tuz konsantrasyonundaki yaşayabilirlik değerleri arasındaki fark da  $p<0.0001$  düzeyinde anlamlı bulunmuştur. Populasyon ve doz etkisi ise Y-P ( $F=2.8$ ,  $p=0.0065$ ) ve Y-E ( $F=2.6$ ,  $p=0.0094$ )’de anlamlı bulunurken, P-E istatistiksel olarak anlamsız bulunmuştur.

Y-P yaşayabilirlik bakımından (Çizelge 4.6) %0 tuz konsantrasyonunda en yüksek Yeşilöz populasyonunda, en düşük Harran populasyonunda gözlenmiştir. Bu iki populasyonun yaşayabilirlikleri arasındaki fark anlamlı bulunmuştur ( $F=4.0$ ,  $p=0.0078$ ). %2 tuz konsantrasyonunda Çatalharman en yüksek yaşayabilirlik gösterirken, Harran en düşük yaşayabilirlik göstermiştir ve ikili karşılaştırmalarda bu fark istatistiksel olarak anlamsız bulunmuştur. %3 tuz konsantrasyonunda da en yüksek yaşayabilirliğe Çamlıhemşin populasyonu sahip olurken, en düşük yaşayabilirlik Çatalharman populasyonuna aittir ve bu iki populasyonun arasındaki fark istatistiksel olarak anlamsız bulunmuştur.

Y-E yaşayabilirlik bakımından (Çizelge 4.6) %0 tuz konsantrasyonunda da Y-P’ya yaşayabilirlikte olduğu gibi en yüksek Yeşilöz, en düşük Harran populasyonları olmuştur ve bu iki populasyon arasındaki fark anlamlı bulunmuştur ( $F=4.2$ ,  $p=0.0030$ ). Ayrıca aynı konsantrasyonda Yeşilöz ve Çamlıhemşin populasyonlarının yaşayabilirlikleri arasındaki fark da anlamlı bulunmuştur ( $F=4.0$ ,  $p=0.0083$ ). %2 tuzda en yüksek yaşayabilirliği Yeşilöz, en düşük Harran ve Çamlıhemşin populasyonları göstermiştir. Bu populasyonların arasındaki fark anlamsız bulunmuştur. %3 tuzda yaşayabilirlik ise en yüksek yine Yeşilöz’de, en düşük Çatalharman ve Harran populasyonlarındadır ve populasyonların arasındaki fark yine anlamsız bulunmuştur. Sonuçlara bakıldığında tuz içermeyen besiyerindeki yaşayabilirliklerin populasyonlar arası fark gösterdiği ancak tuzlu besiyerlerindeki yaşayabilirliklerin fark göstermediği söylenebilir.

Kontrol grubunun yaşayabilirliği %100 kabul edilerek yapılan yaşayabilirlik hesaplamalarında ise soy hatlarının her doz için oluşan pupa sayıları kontrol grubunda oluşan pupa sayılarına göre beklenen pupa sayısına oranlanmasıyla elde edilmiştir. %0 tuz konsantrasyonunda Çizelge 4.6'da verilen yaşayabilirlik yüzdeleri populasyonun %100 yaşayabilirliği olarak kabul edilerek hesaplamalar sürdürülmüştür. Buna göre, Y-P %2 tuz konsantrasyonunda sırasıyla ortalama en yüksekten en düşüğe doğru yaşayabilirlik, Çamlıhemşin populasyonunda %66,34; Çatalharman populasyonunda %65,20; Harran populasyonunda %64,29; Yeşilöz %60,96 ve Kulu %56,92 olarak bulunmuştur. %3 tuz konsantrasyonunda sırasıyla ortalama en yüksekten en düşüğe doğru yaşayabilirlik, Çamlıhemşin populasyonunda %35,53; Harran populasyonunda %33,18; Kulu populasyonunda %31,13; Yeşilöz populasyonunda %27,25 ve Çatalharman populasyonunda %25,91 olarak bulunmuştur. Y-E ise %2 tuzda %54,23 ile hem Harran hem Yeşilöz, %51,51 ile Çamlıhemşin, %48,45 ile Kulu ve %48,06 ile Çatalharman; %3 tuzda da %24,56 ile Çamlıhemşin, %22,72 ile Harran, %21,99 ile Kulu, %21,66 ile Yeşilöz ve %16,51 ile Çatalharman populasyonlarının yaşayabilirlik gösterdiği belirlenmiştir.

Populasyonlara ait tüm soy hatları kullanılarak elde edilen her doz için kontrol grubu göz önünde bulundurularak dozlar ve populasyonlar arası yaşayabilirliklerinin farkı yine iç içe geçirilmiş ANOVA testiyle analiz edilmiştir. Y-P, Y-E ve P-E gelişim aşamaları için ayrı ayrı yapılan analizlerde doz faktörü istatistiksel olarak anlamlı bulunmuştur (Y-P:  $F=72.5$ ,  $p<0.0001$ ; Y-E:  $F=67.6$ ,  $p<0.0001$ ; P-E:  $F=41.8$ ,  $p<0.0001$ ). Bu farklılıkların hangi dozlardan kaynaklandığını anlamak için *Tukey* testi ile ikili karşılaştırmalar yapılmıştır. Buna göre, tüm gelişim basamaklarında standart besiyerindeki (%0 tuz) ve %2 tuzdaki yaşayabilirliğin %3 tuzdaki yaşayabilirlikten  $p<0.05$  düzeyinde istatistiksel olarak farklı olduğu bulunmuştur. %0 tuz ile %2 tuz konsantrasyonlarında yaşayabilirlik ise Y-P ve P-E  $p<0.05$  düzeyinde anlamlı bulunurken, Y-E anlamsız bulunmuştur. Populasyon ve doz etkisinin analizi sonucunda gelişim basamaklarında istatistiksel bir farka yol açmadığı elde edilmiştir.

#### **4.4. Fenotipik Verilerin, İncersiyonların ve İklimsel/Coğrafi Değişkenlerin Birbirleriyle İlişkilerinin Analizi**

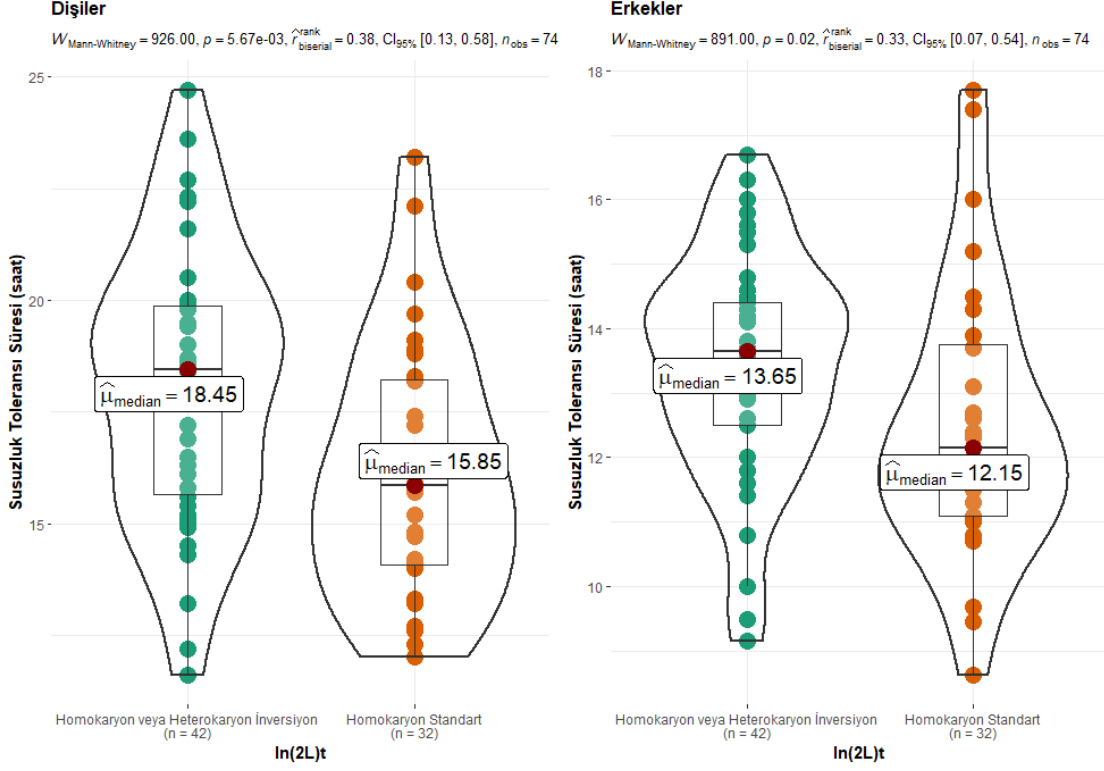
Bu tez kapsamında soy hatlarından elde edilen fenotipik karakterlerin birbirleriyle ve genotipik verilerin arasındaki ilişki anlaşılmasına çalışılmıştır. Ayrıca fenotipik karakterler



ve genotipik veriler ile populasyonların toplandıkları aya ait iklimsel veriler ve coğrafi değişkenler arasındaki ilişki test edilmiştir.

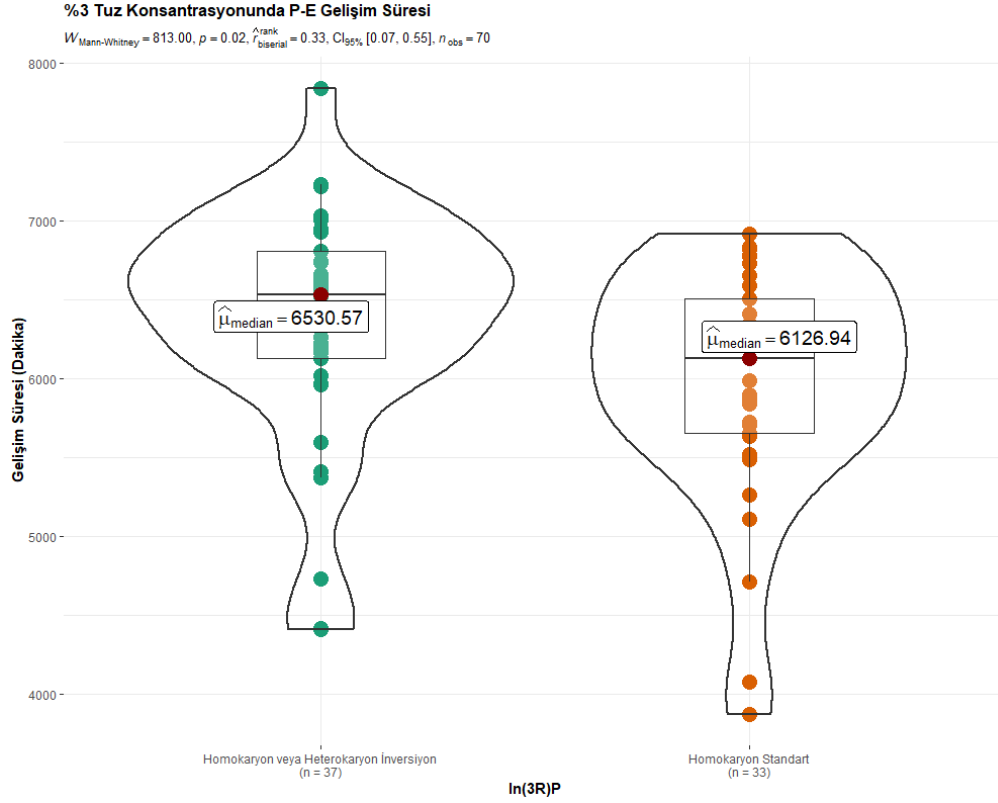
Genotipin, ölçülen fenotipik karakterler (susuzluk toleransı, farklı tuz konsantrasyonlarında gelişim süresi ve yaşayabilirliği) ilişkisi belirlenmeye çalışılmıştır. Genotip ve susuzluk toleransı arasındaki ilişkinin değerlendirilebilmesi için eşey ayrı olarak soy hatlarından elde edilen süre verileri ile inversiyonları taşıyıp (heterokaryon inversiyonlu ve homokaryon inversiyonlu) taşımama durumlarına göre analiz gerçekleştirilmiştir. Benzer şekilde genotip ile farklı tuz konsantrasyonlarında gelişim süresine ve yaşayabilirliğe etkisi olup olmadığının anlaşılabilmesi için, her tuz konsantrasyonunda (%0, %2 ve %3 tuz) gelişim süresi ve yaşayabilirlik verileri elde edilebilen soy hatları ve bu soy hatlarının inversiyonları taşıyıp taşımamalarına göre analiz edilmiştir. Fenotip ölçümü yapılamayan soy hatları analizlere dahil edilmemiştir. Analizlere dahil edilen soy hatlarının genotip ve fenotip ilişkisinin sadece istatistiksel olarak anlamlı olanlar aşağıda değerlendirilmiştir.

Populasyonlara ait soy hatlarından elde edilen susuzluk toleransı süresi ile inversiyonların ilişkisi araştırılmıştır. Böylece, her inversiyon için, inversiyonu taşıyan ve taşımayan soy hatlarının susuzluk toleransı süresine bir etkisi olup olmadığı *post hoc Mann-Whitney U* ikili karşılaştırma testi ile anlaşılmaya çalışılmıştır. Elde edilen sonuca göre, eşey ayrı *In(2L)t* inversiyonu taşıyan soy hatlarının, homokaryon standart soy hatlarına göre susuzluk toleranslarının daha yüksek olduğu bulunmuştur ( $p_{dişi} < 0.0001$ ;  $p_{erkek} = 0.02$ ) (Şekil 4.14). *In(3R)P* ve *In(3R)K* inversiyonunu ile susuzluk toleransı arasında bir ilişki bulunmamıştır.



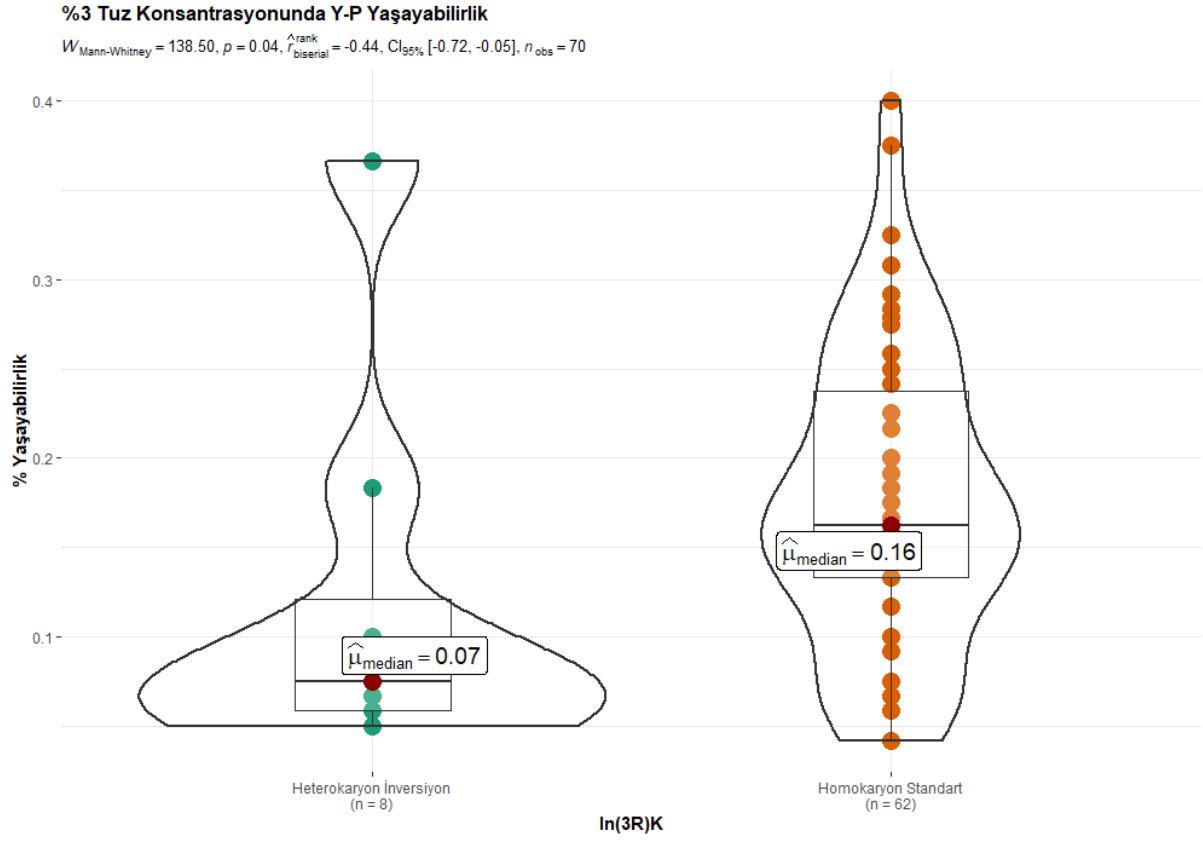
**Şekil 4. 3.** *In(2L)t* inversiyonunu taşıyan ve taşımayan soy hatlarında, eşey ayrı susuzluk toleransı süresi (saat) arasındaki farkı gösteren grafik. Dişiler (solda) ve erkekler (sağda) gösterilmektedir. Yeşil noktalar: İnversiyonu homokaryon veya heterokaryon olarak taşıyan soy hatları, turuncu noktalar: inversiyonu taşımayan soy hatlarını temsil etmektedir.

Populasyonlara ait soy hatlarından elde edilen farklı tuz konsantrasyonlarında gelişim süresi ile üç inversiyon bakımından genotiplenen soy hatları arasındaki ilişkiye bakıldığında; ortamda tuz miktarı fazla olduğunda (%3 tuz) metamorfozu tamamlama süresinin, *In(3R)P* inversiyonuyla ilişkili olduğu *Man-Whitney U* testi ile belirlenmiştir. Buna göre, %3 tuz konsantrasyonunda bu inversiyonu taşıyan soy hatları (heterokaryon inversiyonlu veya homokaryon inversiyonlu), homokaryon standart olarak taşıyan soy hatlarından daha uzun süre pupadan ergin formuna geçtiği bulunmuştur ( $p=0.02$ ) (Şekil 4.15).



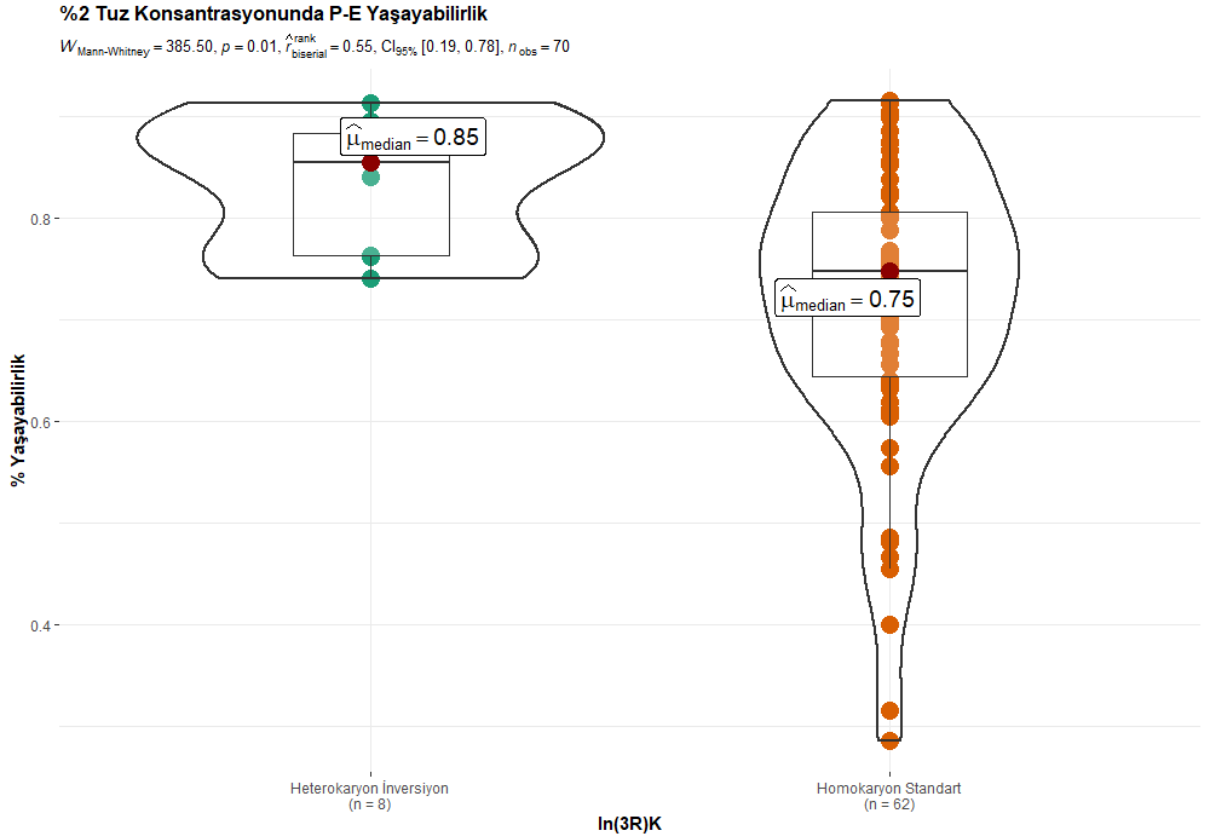
**Şekil 4. 4.**  $In(3R)P$  inversiyonunu taşıyan ve taşımayan soy hatlarına ait, %3 tuz konsantrasyonunda P-E gelişim süreleri arasındaki ilişkiyi gösteren grafik. Yeşil noktalar: İnversiyonu heterokaryon olarak taşıyan soy hatları, turuncu noktalar: inversiyonu taşımayan soy hatlarını temsil etmektedir ( $p=0,02$ ).

Soy hatlarından elde edilen farklı tuz konsantrasyonlarında yaşayabilirlik ile üç inversiyon bakımından genotiplenmiş aynı soy hatlarının ilişkisi araştırılmıştır. Buna göre, %3 tuz konsantrasyonunda Y-P yaşayabilirliğin  $In(3R)K$  inversiyonunu heterokaryon inversiyon ve homokaryon standart olarak taşıyan soy hatlarının, homokaryon standart olarak genotiplenen soy hatlarından daha az oranda yumurtadan pupasyona geçiş yapabildikleri *post-hoc Mann-Whitney U* ikili karşılaştırma testi ile belirlenmiştir ( $p= 0.04$ ) (Şekil 4.16).



**Şekil 4. 5.** In(3R)K inversiyonunu taşıyan ve taşımayan soy hatlarına ait, %3 tuz konsantrasyonunda Y-P yaşayabilirlik yüzdeleri arasındaki farkı gösteren grafik. Yeşil noktalar: İncersiyonu heterokaryon olarak taşıyan soy hatları, turuncu noktalar: inversiyonu taşımayan soy hatlarını temsil etmektedir ( $p=0,04$ ).

Ayrıca, %2 tuz konsantrasyonunda P-E yaşayabilirliğin de In(3R)K inversiyonunu heterokaryon inversiyon ve homokaryon standart olarak taşıyan soy hatları arasındaki ilişki *post hoc Mann-Whitney U* ikili karşılaştırma testi ile anlaşılmasına çalışılmıştır ve istatistiksel olarak anlamlı bulunmuştur ( $p= 0.01$ ) (Şekil 4.16). Buna göre, %2 tuz konsantrasyonunda inversiyonu heterokaryon olarak taşıyan soy hatlarının, homokaryon standart olarak taşıyan soy hatlarına göre, daha yüksek Y-P Yaşayabilirlik gösterdikleri belirlenmiştir.



**Şekil 4. 6.** *In(3R)K* inversiyonunu taşıyan ve taşımayan soy hatlarına ait, %2 tuz konsantrasyonunda P-E yaşayabilirlik yüzdeleri arasındaki farkı gösteren grafik. Yeşil noktalar: İversiyonu heterokaryon olarak taşıyan soy hatları, turuncu noktalar: inversiyonu taşımayan soy hatlarını temsil etmektedir ( $p=0,01$ ).

Farklı kuraklık seviyelerinden (Kurak-yarı kurak-nemli) toplanan populasyonların, lokal adaptasyona bağlı olarak, ölçülen fenotipik cevaplara etkisi olup olmadığı korelasyon analizi ile anlaşılmasına çalışılmıştır. Kuraklık seviyeleri ile fenotipik karakterlerin arasındaki ilişkinin değerlendirilebilmesi için, soy hatlarının fenotipik ölçümleri (susuzluk toleransı süresi, farklı tuz konsantrasyonlarında gelişim süresi ve yaşayabilirlik) ile kurak-yarı kurak ve nemli bölgeden toplanmasına göre kodlanarak analiz gerçekleştirilmiştir. Bu tez kapsamında kullanılan Kulu ve Harran populasyonları kurak, Yeşilöz ve Çatalharman yarı kurak, Çamlıhemşin ise nemli bölgeden toplanmıştır. Analiz sonucunda, farklı kuraklık seviyelerinden toplanan populasyonlardan elde edilen fenotipik karakter ölçümlerinin bir ilişkisi bulunamamıştır.

Soy hatlarının ölçülen fenotipik karakterler ve tespit edilen genotiplerin (*In(2L)t*, *In(3R)K* ve *In(3R)Payne* inversiyonları) toplandıkları aya ait iklimsel ile coğrafi değişkenlerle ilişkisi point biserial korelasyon analizi gerçekleştirilmiştir.

Analizlerde populasyonların toplandığı bölge ve aya ait iklimsel veriler olan ortalama sıcaklık, ortalama maksimum sıcaklık, ortalama minimum sıcaklık, ortalama nem, ortalama maksimum nem, ortalama minimum nem ve toplam yağış verileri ile coğrafi değişkenler olan enlem, boylam ve rakım verilerini kullanılmıştır. İnversiyonlar ve coğrafi/iklimsel değişkenler arasındaki korelasyon analizi sonuçları Çizelge 4.7’de verilmektedir.

**Çizelge 4. 7.** Coğrafi ve iklimsel değişkenler ile inversiyonlar arasındaki korelasyon analizleri (\* p<0.05; \*\* p<0.001; \*\*\* p<0.0001).

	Coğrafi Değişkenler			Sıcaklık			Nem			Yağış
	Enlem	Boylam	Rakım	Ortalama	Maksimum	Minimum	Ortalama	Maksimum	Minimum	Ortalama
<i>In(2L)t</i>	0.034	-0.046	0.075	0.328 *	-0.034	0.210	-0.146	-0.251*	-0.033	-0.089
<i>In(3R)K</i>	0.001	-0.317*	-0.006	0.028	0.399**	-0.232*	-0.106	0.013	-0.205	-0.135
<i>In(3R)P</i>	0.231*	0.197	-0.527***	0.138	0.058	0.278*	0.247*	0.161	0.293*	0.323*

*In(2L)t* ortalama sıcaklık ve maksimum nem arasında istatistiksel olarak anlamlı bir ilişki göstermiştir. Sıcaklık arttıkça inversiyon frekansı artarken, maksimum nem arttıkça ise inversiyon frekansı istatistiksel olarak anlamlı düzeyde düşmüştür (Çizelge 4.7). Bunun yanı sıra *In(3R)K*’da ortalama maksimum sıcaklıkla pozitif, minimum sıcaklıkla negatif bir ilişki göstermiştir.

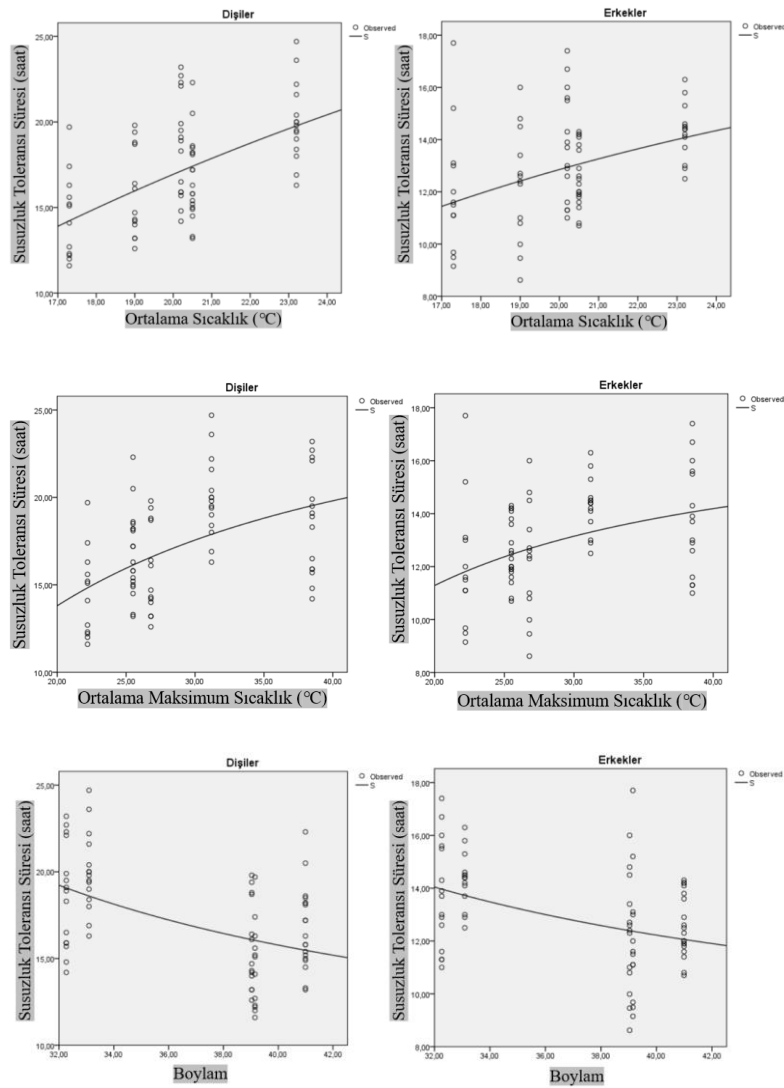
İnversiyonlar ile standart koşullardaki ve belirli tuz konsantrasyonlarındaki gelişim süreleri ile yaşayabilirlikleri arasındaki ilişkiler anlamlı çıkmamıştır. Buna karşın inversiyonlar ve susuzluk toleransı arasında yapılan korelasyon analizleri *In(2L)t* ile susuzluk arasında anlamlı sonuçlar vermiştir (Çizelge 4.8.).

**Çizelge 4. 8.** Susuzluk toleransı ile inversiyonlar arasındaki korelasyon analizleri (\* p<0.05; \*\* p<0.001; \*\*\* p<0.0001).

	Susuzluk Toleransı Dişi	Susuzluk toleransı Erkek
<i>In(2L)t</i>	0.316**	0.229*
<i>In(3R)K</i>	0.200	0.158
<i>In(3R)P</i>	0.076	-0.034

Fenotipik karakterler ile coğrafi ve iklimsel değişkenler arasında gerçekleştirilen regresyon analizlerine göre susuzluk toleransı süresi verilerini en iyi açıklayan iklimsel

ve coğrafi parametreler doğrusal olmayan S tipi regresyon modeliyle elde edilmiştir. Buna göre, eşey ayrı olarak susuzluk toleransı süresi ile iklimsel ve coğrafi değişkenlerle yapılan regresyon analiz sonucunda hem dişilerden hem de erkeklerden elde edilen susuzluk toleransı süresini doğrusal olmayan regresyon modeli ile ortalama sıcaklık ( $R^2_{dişi}=0.324$ ,  $p<0.001$ ;  $R^2_{erkek}=0.162$ ,  $p<0.001$ ) (Şekil 4.7), ortalama maksimum sıcaklık ( $R^2_{dişi}= 0.252$ ,  $p<0.001$ ;  $R^2_{erkek}= 0.142$ ,  $p=0.001$ ) ve boylam ( $R^2_{dişi}= 0.233$ ,  $p<0.0001$ ;  $R^2_{erkek}= 0.162$ ,  $p<0.001$ ) değişkenleriyle güçlü olarak açıklanmıştır. Dişilerin susuzluk toleransı süresini doğrusal olmayan S tipi regresyon modeliyle en güçlü açıklayan diğer iklimsel değişkenler ortalama nem ( $R^2= 0.106$ ,  $p=0.005$ ) ve ortalama maksimum nem ( $R^2= 0.104$ ,  $p=0.005$ ) olmuştur.



**Şekil 4. 7.** Hem dişilerin hem de erkeklerin susuzluk toleransı süresi ile ortalama sıcaklık (üstte), ortalama maksimum sıcaklık (ortada) ve boylam (altta) değişkenleri arasında gerçekleştirilen S tipi regresyon modelini gösteren grafikler.

Farklı tuz konsantrasyonu ve gelişim basamaklarında yaşayabilirlik verilerini en iyi açıklayan iklimsel ve coğrafi parametreler, doğrusal olmayan regresyon modeli ile elde edilmiştir. Buna göre farklı tuz konsantrasyonlarında gelişim süresiyle yapılan analizde; doğrusal olmayan S tipi regresyon modeli uygulanarak, %0 tuz konsantrasyonunda Y-P gelişim süresinin ortalama sıcaklık değişkeniyle ilişkili olduğu ve bulunmuştur ( $R^2=0.207$ ,  $p=0.001$ ). Diğer yandan, %0 tuz konsantrasyonunda tuz konsantrasyonunda Y-E yaşayabilirliğin doğrusal olmayan kübik tip regresyon modeli uygulandığında rakımla ilişkili olduğu ( $R^2=0.205$ ,  $p<0.0001$ ) görülmüştür.

Ayrıca ölçülen fenotiplerin birbirleri ile ilişkileri Pearson korelasyon analizi ile test edilmiştir. Susuzluk toleransı ile gelişim ve yaşayabilirlik karakterleri arasında anlamlı bir ilişki bulunmamıştır. Bunun yanı sıra susuzluk toleransı dişi ve erkekler arasında yüksek korelasyon göstermiştir ( $r=0.868$ ,  $p<0.0001$ ).

Yumurtadan pupaya standart koşullardaki gelişim süreleri %2 ve %3 tuz konsantrasyonlarındaki gelişim süreleri ile pozitif ve anlamlı bir ilişki göstermiştir. Yumurtadan ergine gelişim süreleri de benzer sonuçlar vermiştir. Yani gelişim süresi standart koşullarda hızlı olanlar tuz konsantrasyonlarında da görece hızlı bir gelişim süresi göstermiştir.

Gelişim süreleri ve yaşayabilirlikler arasında da bir ilişki bulunmuştur. Buna göre standart koşullarda yumurtadan pupaya gelişim süresi ile yaşayabilirlik arasında pozitif yönde bir ilişki olduğu görülmüştür. Yani standart koşullarda gelişim süresi uzadıkça yaşayabilirliğin arttığı görülmüştür. Buna karşın tuz koşullarındaki gelişim süresi ile yaşayabilirlik arasında ortaya çıkan negatif anlamlı ilişki, tuz koşullarında gelişim süresi arttıkça yaşayabilirliğin istatistiksel olarak anlamlı düzeyde düştüğünü göstermektedir. Pupadan ergine gelişim süresi ise tüm koşullarda gelişim süresi ile yaşayabilirlik arasında pozitif bir ilişki göstermiştir ve bu sonuca göre metamorfozda geçen süre arttıkça yaşayabilirlik de artmıştır.



## 5. TARTIŞMA

İklim deęiřimi, canlılar üzerinde etkili olan çevresel stres faktörlerinin artmasına yol açmaktadır. İklim deęiřimi ile deęişen çevresel kořullara canlılar adapte olamazlarsa yok olma tehlikesiyle karşı karşıya kalacaklardır (Rodrigues ve Cogni, 2021). Bu nedenle canlılar iklim deęişimine daha uygun kořullara göç ederek, fenotipik esneklik göstererek, adaptasyonla fenotiplerini deęiřtirerek cevap vermektedirler. İklim deęişiminin biyoçeřitlilik ve ekosistemler üzerindeki etkilerini en aza indirgeyebilmek için, organizmaların vereceęi lokal veya küresel cevapları da anlamamız gerekmektedir (Rodrigues ve Cogni, 2021; Wang ve ark., 2021). Kromozomal inversiyonların iklimsel faktörlerle yakından iliřkisiyle birlikte (Hoffmann ve ark., 2004; Kapun ve ark., 2014; Rane ve ark., 2015) küresel iklim deęişimine adaptif yanıtlar verdięi düşünölmektedir (Galludo ve ark., 2018). Bu amaçla, kozmopolit bir model organizma olan *D. melanogaster*'in kuraklık bakımından farklılık gösteren bölgelerden toplanan doęal popülasyonlarının taşıdıkları kromozomal inversiyonlar ile fenotipik karakterler arasındaki iliřki araştırılmıřtır. Bu sayede inversiyonların yeni çevresel kořullarda popülasyonlara avantaj sağlayıp sağlayamayacaęını dair bulgular elde etmek amaçlanmıřtır.

Kulu, Yeřilöz, Çamlıhemřin, Çatalharman ve Harran bölgelerinden toplanan *D. melanogaster* popülasyonlarının susuzluk toleransları ölçölerek üç kromozomal inversiyonla ve iklimsel/coęrafi deęişkenlerle iliřkisi araştırılmıřtır. Bu çalışmada ölçölen susuzluk toleransı, canlıların kurak habitatlara adaptasyonu ile iliřkilendirilen bir fenotipik karakterdir (Parkash ve ark., 2008, 2012a) ve *D. melanogaster* popülasyonlarıyla uzun yıllardır çalışılmaktadır (Hoffmann ve Parsons, 1989a; Karan ve Parkash, 1998; Wang ve ark., 2021). Dolayısıyla tropik iklime göre ılıman iklimde yařayan canlıların susuzluk toleransının daha yüksek olduęu bilinmektedir (Hoffmann ve Parsons, 1989b). Susuzluk toleransı, popülasyonların susuzluk kořuluna maruz bırakıldıęında hayatta kalabildikleri süre olarak deęerlendirilmektedir.

Susuzluk toleransı eşeyssel dimorfizm gösteren bir fenotipik karakterdir (Wang ve ark., 2021). Çalışmamızda susuzluk toleransı eşeyler arası fark göstermiř ve tüm popülasyonlarda diřiler susuzluk kořullarını daha uzun süre tolere etmiřtir. Bu sonuç genellikle vücut büyüklüęünün diřilerde daha büyük olmasından ileri gelmektedir. Diřilerde, yüzey alanı/hacim oranı az olması sebebiyle böceklerde su kaybında önemli bir bariyer olan kütikularlarından su kaybı oranı azalır. Diřiler ayrıca vücutlarında daha

fazla su içeriği bulunmasından ve dehidrasyon toleranslarının daha yüksek olmasından dolayı susuz koşulları daha iyi tolere edebilmektedirler (Gibbs ve Matzkin, 2001; Parkash ve ark., 2012b; Wang ve ark., 2021).

Susuzluk toleransının klinal varyasyon gösterdiği ve iklimsel değişkenlerle ilişkili olduğu uzun yıllardır bilinmektedir (Hoffmann, 1991; Parkash ve ark., 2012a). Çalışmamızda populasyonların hem dişileri ve hem de erkeklerinin susuzluk toleransı ile boylam arasında negatif bir ilişki gözlenmiştir. *D. melanogaster*'de susuzluk toleransı bakımından boylamsal bir ilişki gösterdiğine dair bir kayıt bulunmamaktadır. Boylam ve susuzluk arasındaki bu ilişki boylamın susuzluk toleransı üzerinde önemli bir etkisi olduğunu düşündürmektedir. Susuzluk toleransında görülen boylam etkisinin, Yeşilöz ve Kulu boylamsal olarak diğer populasyonlara göre daha yakın lokasyonda bulunduğu için susuzluğa karşı toleransı en yüksek iki populasyon olmasının bir açıklaması olabilir. Bu durumun daha geniş boylamsal farklılıklara sahip bir örneklem ile test edilmesi gerekmektedir. Susuzluk toleransının boylam dışında, aylık ortalama sıcaklık ve ortalama maksimum sıcaklık ile pozitif yönde ilişkili olduğu bulunmuştur. Bu sonuç, daha sıcak ve kurak bölge populasyonlarında susuzluk toleransının arttığını gösteren literatür ile tutarlılık göstermektedir (Da Lage ve ark., 1989; Parkash ve ark., 2008; 2012b; Kellermann ve ark., 2018). Susuzluk toleransı ile aylık ortalama nem ve aylık toplam yağış arasında da istatistiksel olarak anlamlı bir ilişki bulunmuştur. Yağış ve nem azaldıkça susuzluk toleransı artmıştır. Hoffmann (1991) Avustralya'da ortalama nem bakımından farklı bölgelerden topladığı populasyonlarla yaptığı çalışmada düşük nem ile artan susuzluk toleransı arasında bir ilişki olduğunu göstermiştir. Sonuçlarımız Avustralya kıtası *Drosophila* populasyonları ile tutarlıdır ve nemin, sıcaklık gibi susuzluk için seçilimsel bir çevresel değişken olduğunu göstermektedir. Örneğin, eşey karışık olarak bakıldığında (Çizelge 4.1) en yüksek susuzluk toleransını Kulu populasyonu göstermiştir. Kulu bölgesi diğer populasyonlara göre az yağışlı ve az nemli bir bölgedir (Çizelge 3.1). Elde edilen bu sonuç, susuzluk toleransının kurak bölgelerde daha yüksek olduğu bilgisiyle de tutarlıdır (Parkash ve ark., 2008; 2012b).

Diğer yandan, susuzluk koşullarını en az tolere edebilen Çatalharman populasyonu olmuştur. Çatalharman populasyonunun, daha nemli ve yağışlı olan Çamlıhemşin populasyonuna göre susuzluk toleransının daha düşük olması, susuzluk toleransının tek başına sıcaklık ve nem gibi çevresel faktörler ile belirlenmediğinin, lokal adaptasyon için avantaj sağlayan başka karakterler ile birlikte seçilime uğradığının veya avantajlı başka

karakterler ile trade-off içerisinde olabileceğinin bir göstergesi olabilir. Laboratuvar ortamında susuzluk toleransı yüksek olan bireyler yönünde yapay seçilime uğratılan *D. melanogaster*'de dişilerin vücut su miktarının (Gibbs vd., 1997) ve karbonhidrat depolarının (Chippindale vd., 1998) arttığı bulunmuştur. Susuzluk toleransı yüksek olan bu soyda yaşam öyküsü karakterleri bakımından incelendiğinde pupal ölümlerde artış, gelişim süresinde uzama, ömür uzunluğunda artış (Chippindale vd. 1993) ve yumurta veriminde düşüş (Passananti vd., 2004) olduğu görülmüştür. Yumurta verimi ve stres cevapları arasındaki trade-off'lar canlıların hayatta kalışı için önemli bir konudur çünkü üreme, organizmalar için enerji yatırımının yönlendirilmesi gereken kritik bir karakterdir. Sonuçlarımızı bu perspektiften tartışacak olursak çevresel olarak daha kurak ve sıcak bir bölgede bulunan bir popülasyonun enerji yatırımını stres cevaplarından çok yumurta verimi yönünde yaptığı düşünülebilir. Bu durumda Çatalharman popülasyonunda gördüğümüz zayıf stres cevabı daha çok üremek için ödediği bir bedel olabileceğini düşünebiliriz. Elbette bunun ilerleyen çalışmalarla deneysel olarak test etmeden kesin olarak söylemek mümkün değildir. Artan susuzluk toleransı yönünde bir seçilimin pupal ölümlerde artış ve gelişim süresinde uzamalar yönünde olan bulgular (Chippindale vd., 1993) ile standart besiyeri koşullarında popülasyonların ölçtüğümüz yaşayabilirlik ve gelişim süresi sonuçlarımızla hem tutarlı hem de tutarsızlıklar göstermektedir. Örneğin, susuzluk toleransı en yüksek olan Kulu ve Yeşilöz'de pupal yaşayabilirliği yüksek olduğu görülmektedir (Çizelge 4.6). Gelişim süresi bakımından ise Yeşilöz görece daha uzun, Kulu'nun ise daha kısa bir gelişim süresine sahip olduğu söylenebilir (Çizelge 4.5). Diğer taraftan susuzluk toleransı en düşük olan Çatalharman'da pupal yaşayabilirliği en yüksek ikinci popülasyondur ve bu sonuç literatür ile tutarlılık gösterirken aynı zamanda gelişim süresi en uzun popülasyon olması ile tutarsızlık göstermiştir. Buna karşın susuzluk toleransı yine düşük olan Harran popülasyonu da bu sonucu desteklememektedir. Bu nedenle bu karakter bakımından genel bir yaklaşım mümkün değildir. Sonuçlar, canlıların adaptasyon mekanizmaları üzerinde çevrenin tek başına etkisinin olmadığı, birçok değişkenin kümülatif bir etkisi ile bu mekanizmaların işlediğini düşündürmektedir.

İklim değişimiyle birlikte ekstrem sıcaklık sıklığının artacağı ve okyanuslardan buharlaşmanın da artacağı öngörülmektedir (Várallyay, 1994). Buna bağlı olarak ekosistemlerde tuzluluğun da artış göstereceği tahmin edilmektedir. Tuz toleransı, model organizmaların da dahil olduğu birçok bitkide (Shi ve ark., 2000; Hasegawa ve ark.,

2003), mayada (Adler ve ark., 1985; Blomberg, 2000) ve nematodda (Stergiopoulos ve ark., 2009) uzun yıllardır çalışılmaktadır. Buna rağmen, böceklerde özellikle model organizma olan *D. melanogaster*'in tuz toleransı hakkında bildiklerimiz oldukça sınırlıdır (Stergiopoulos ve ark., 2009; Dmitrieva ve ark., 2019). Diğer taraftan *D. melanogaster*'in diyetlerinde daha fazla tuzun daha yüksek tuz seviyelerini tolere etmelerine yol açtığı (Russell vd., 2011) ve bu toleransın kalıtsal olduğu bilinmektedir (Miyoshi, 1961; Miyoshi ve Nakamura, 1968). Bu bilgilerden yola çıkarak tuza toleransın çevresel tuz stresini daha fazla deneyimleyen populasyonlarda daha yüksek olması beklenmektedir. Bunu test etmek için bu çalışmada kuraklık ve tuzluluk bakımından farklılaşan coğrafi bölgelerden toplanmış populasyonların %0 (kontrol), %2 ve %3 tuz konsantrasyonlarında gelişim süreleri ve yaşayabilirlikleri takip edilerek, populasyonların tuz toleransları belirlenmiştir.

Populasyonların karşı karşıya kaldıkları çevrede tuzluluk indeksi en yüksek olan bölge tuz gölü çevresinde bulunan Kulu'dur ve Kulu'yu Harran Ovası takip etmektedir. Tuz toleransı kalıtsal ve adaptif bir karakter olduğuna göre, bu iki populasyonun tuza toleransının daha yüksek olması beklenmektedir. Farklı tuz konsantrasyonlarında gelişim zamanı sonuçlarına göre %2 ve %3 tuz konsantrasyonunda Yeşilöz'den sonra Y-P ve Y-E en hızlı gelişim süresinin Kulu ve Harran'da olduğu görülmektedir. Ancak tuz konsantrasyonunda yaşayabilirlik verilerinde böyle bir örüntü yoktur. Elde edilen sonuçlar Yeşilöz populasyonu için beklenmedik olmuştur. Optimum koşullarda (%0 tuz), tüm gelişim basamaklarında yavaş gelişim süresine sahip olan Yeşilöz populasyonunun, ortamda tuz mevcudiyetinde pupasyona hızlı geçtiği gözlenmiştir. Populasyon, %2 tuz konsantrasyonunda metamorfozunu daha geç tamamlarken, %3 tuz konsantrasyonunda hızlı tamamlamıştır. Yeşilöz populasyonunun tuz stresine karşı verdiği cevabın yaşayabilirlik bakımından da başarılı olduğu görülmektedir. Ancak standart koşullarda yaşayabilirliği populasyonun %100 yaşayabilirliği olarak kullanarak yapılan hesaplamalarda pupaya geçişte Yeşilöz'ün yaşayabilirliğinin daha düşük, sadece %2 tuz konsantrasyonunda ergine geçişin daha başarılı olduğunu görülmektedir. Genel olarak artan tuz konsantrasyonu populasyonların yaşayabilirliklerini düşürmüş, hatta çalışmamızda kullandığımız bazı soy hatlarında %3 tuz konsantrasyonunda yaşayabilirlik %0 olarak meydana gelmiştir. Bu sonuç artan tuzun canlı için toksik etki yarattığından beklenen bir sonuç olmuştur (Stergiopoulos ve ark., 2009). Ayrıca, *D. melanogaster*'in

%2 veya daha yüksek tuz konsantrasyonlarında larval gelişiminin yavaşladığı ve larval ölümlerin arttığı bilinmektedir (Dmitrieva ve ark., 2019).

Elde edilen bu sonuçların iklimsel verilerle açıklanıp açıklanmadığını anlamak için yapılan analizlerde aylık ortalama sıcaklıkların yumurtadan pupaya gelişim süresi ile negatif ve istatistiksel olarak anlamlı bir ilişki içerisinde olduğunu göstermiştir. Standart koşullarda gelişim gösteren grup için görülen bu ilişki daha yüksek çevresel sıcaklıklarda bulunan popülasyonların daha hızlı bir gelişim süresi yönünde seçilime uğradığı olarak yorumlanabilir. Ghosh ve arkadaşları (2019) tarafından gerçekleştirilen bir deneysel evrim çalışması farklı sıcaklıklarda 295 kuşak boyunca gerçekleştirilen seçilimin artan sıcaklıkta daha kısa gelişim süresi ile sonuçlandığını göstermiştir. Bu bulgular çevresel sıcaklığın gelişim süresin üzerinde seçilimsel bir faktör olduğunu doğrulamaktadır. Artan sıcaklık susuzluk toleransını arttırmakta, gelişim süresini ise azaltmaktadır. Artan susuzluk toleransı bakımından 30 kuşak boyunca seçilime uğratılan soylarda ise gelişim süresinin uzadığı ve bu uzamanın larvanın üçüncü instarından kaynaklandığına dair bulgular vardır (Gefen vd., 2006). Ergin dönemde susuzluk için yapılan seçilimin larval dönem fizyolojisini etkilediği görülmektedir. Gefen ve arkadaşlarının (2006) çalışması susuzluk toleransı yüksek olan soyların gelişim süresinin uzun olduğuna işaret etse dahi deneye aldığımız soyların standart koşullardaki gelişim süresi ve susuzluk toleransları arasında bir ilişki bulunamamıştır.

Çevre optimum koşullardayken (%0 tuz) pupasyona en hızlı geçen ve metamorfozunu en hızlı tamamlayan popülasyonlardan biri Çamlıhemşin iken, ortamda tuz bulunması halinde oldukça yavaş pupasyona geçmiştir ve pupasyonu geç tamamlamıştır. Çamlıhemşin, çok nemli ve yağışlı bir bölge olduğu için, popülasyonun yaşadığı çevrede yüksek tuz konsantrasyonlarıyla karşılaşmamış olması muhtemeldir ve bu nedenle tuza bağlı bir seçilime maruz kalmamış olabilir. Şaşırtıcı bir şekilde ortamda stres oluşturabilecek miktarda tuz bulunduğunda (%3 tuz), Çamlıhemşin popülasyonunun Y-P yaşayabilirliğinin yüksek olduğu gözlenmiştir (Çizelge 4.6). Belki de tuzlu ortamda yavaş gelişim süresi yaşayabilirliğini olumlu yönde etkileyen bir trade-off ilişkisinden kaynaklanmış olabilir.

Bu çalışmada kromozomal inversiyonların kuraklık ve kuraklığa bağlı streslerde bir avantaj sağlayıp sağlamadığı kuraklık bakımından farklı bölgelerden toplanan popülasyonların inversiyon-fenotip ilişkilerini inceleyerek anlaşılmaya çalışılmıştır. Soy

hatlarının *In(2L)t*, *In(3R)K* ve *In(3R)Payne* için taranmış ama inversiyonları homozigot olarak taşıyan soy hattı sayısı az olduğundan analizlerde inversiyon taşıyan (homokaryon ve heterokaryon) soy hatları birleştirilerek analizler gerçekleştirilmiştir.

*In(3R)Payne* inversiyonunu taşıyan soy hatlarının, standart kromozom dizilimine sahip olan soy hatlarına göre, ortamda tuz miktarı yüksekken (%3 tuz) pupasyonu tamamlama (P-E) süresinin daha uzun olduğu belirlenmiştir ( $p=0.03$ ). Ancak anlamlılık düzeyi çok yüksek olmadığından bu sonucun ileriki çalışmalar ile tekrar test edilmesi gerekmektedir. Payne inversiyonunun kapsadığı bölgede yer alan lokusların önemi ve bu inversiyonun bu türde evrimsel olarak korunmuş olması ile enlemsel klin göstermesi bu inversiyonu lokal adaptasyon için güçlü bir belirteç yönünde önerilmesine neden olmuştur (Kapun vd., 2016). Ancak çalışmamızda ölçtüğümüz karakterler ve inversiyon frekansı arasında bir ilişki ortaya konulamamıştır. Diğer taraftan güçlü bir rakımsal klin ortaya konmuştur. Bulgularımız rakım arttıkça inversiyonun frekansının düştüğünü göstermektedir. Rakım ve *Payne* inversiyon frekansı arasındaki ilişkiyi test eden ve Yeşilöz populasyonunun da bulunduğu geniş bir Avrupa örneklemini ile gerçekleştirilmiş bir çalışmada *Payne* inversiyonu rakım ile anlamlı bir ilişki göstermemiş, enlem ile güçlü bir ilişki göstermiştir (Kapun vd., 2020). Onun dışında *Payne* inversiyonu ve rakım ile ilişkisinin analiz edildiği bir çalışma mevcut değildir. Ancak enlem arttıkça frekansı düşen *Payne* inversiyonunun rakım arttıkça da frekansının düşmesi tutarlı görünmektedir ve inversiyonun güçlü bir iklimsel seçilim altında olduğunun bir göstergesidir.

*In(3R)K* genel olarak çalıştığımız soylarda düşük frekansta bulunmuştur (79 soy hattından 8 tanesi). Bu nedenle bu inversiyon ile yapılan analizlerin bazıları anlamlı sonuçlar vermiş olsa dahi küçük örneklem sayısı nedeniyle değerlendirmenin doğru olmayacağı düşünülmüştür. Buna karşın yine populasyonlarda *Payne* gibi yüksek frekansta bulunan *In(2L)t* inversiyonu ile susuzluk toleransı arasında anlamlı bir ilişki bulunmuştur. Buna göre *In(2L)t* inversiyonu bulunan soy hatlarında susuzluk toleransının artmış ve bu artış özellikle dişilerde daha fazla olmuştur. *Anopheles gambiae*'da bulunan *2La* inversiyonunun homokaryon durumunda susuzluk toleransını arttırdığı (Fouet ve ark., 2012) bilinmektedir. *A. gambiae*'da *2La* inversiyon bölgesinde yer alan lokusların *D. melanogaster* genomu ile homolog olan genler (Cheng vd., 2012) arasında *In(2L)t* inversiyon bölgesi içerisinde sadece bir gen bulunmaktadır. Bu gen transmembran lipid taşınmayla ilişkili olan *CG17034* genidir. *Anopheles* ve *Drosophila* inversiyonlarında ortak bulunan bu lokusun susuzluk toleransı ile ilgili ortak bir mekanizmaya dahil olma

durumu olabilir. Bu lokus ayrıca insanda alkol toleransı ile ilişkili olan yüzlerce genden birinin ortoloğudur. Bunun yanı sıra *In(2L)t* inversiyonu ile ortalama aylık sıcaklık arasında pozitif anlamlı bir ilişki olduğu görülmektedir. Kamping ve van Delden (1999) *In(2L)t* inversiyonu heterozigot veya homozigot taşıyan soyların, standart dizilime sahip soylara nazaran yüksek sıcaklık sonrası daha fazla yavrudöl verdiklerini ve ergin öncesi yaşayabilirliğin daha yüksek olduğunu göstermiş, bu inversiyonun sıcak stresi sonrası yaşam öyküsü karakterleri bakımından avantaj sağladığını önermiştir. Farklı sıcaklıklarda yapılan bir deneysel evrim çalışması ise 35 kuşak sonra yüksek sıcaklıklarda *In(2L)t* frekansının arttığını göstermiş ve bu inversiyonu özellikle heterozigot olarak taşıyan soyların yüksek sıcaklıkta yaşayabilirliği arttırdığını göstermiştir (van Delden ve Kamping, 1989). Bulgularımız bu sonuçları desteklemektedir ve inversiyonun yüksek sıcaklıklarda seçilimsel bir avantaj sağladığı yönünde kanıtlar sunmaktadır. Sonuçlarımız bu avantajın yüksek sıcaklığın bir sonucu olan susuzluk toleransında da kendini gösterdiğini önermektedir.

*In(2L)t* frekansı en yüksek olan iki populasyon Çamlıhemşin ve Kulu'dur. Populasyonlar iklimsel olarak oldukça farklı çevrelerden ama ortak olarak stresli çevrelerden gelmektedir. Kulu oldukça kurak ve sıcak ayrıca besin miktar ve çeşitliliği bakımından fakir bir çevreden gelmektedir. Çamlıhemşin ise oldukça yağışlı, nemli ve besin miktar ve çeşitliliği bakımından fakir bir çevreden gelmektedir. Her iki populasyon besin çeşitliliği ve miktarı bakımından karşı karşıya kaldıkları strese *In(2L)t* frekansını populasyonda yüksek olmasının nedeni olabilir mi? *In(2L)t* bölgesi içerisinde bulunan gen sayısı oldukça fazladır. Ama genomun bu bölgesinde bulunan genlerden bazıları insülin sinyal yolağında yer alan önemli genlerdir. İnsülin sinyal yolağı hem metabolizma hem de vücut büyüklüğü ile yakından ilişkili bir yoldur (deJong ve Bochdanovits, 2003). İnsülin sinyal yolağında olan *Tor*, *chico* ve *Pten* lokusları *In(2L)t* içerisinde bulunmaktadır. *Tor* lokusu besin sensörü olarak görev almaktadır, *chico* ve *Pten* ise vücut, organ ve hücre büyümesi ile yakından ilişkili genlerdir. Ayrıca *In(2L)t* inversiyon bölgesi içerisinde yer alan ama insülin sinyal yolağında görevli olmayan  $\alpha$ -*Gpdh* geni ile inversiyon dışında, kırılma noktasına yakın olan *Adh* geninin vücut büyüklüğü ile ilişkili olduğu bilinmekte ve lipid depolanmasıyla da ilişkili olduğu tahmin edilmektedir (Delden ve Kamping, 1989; Van't Lve vd., 2000; Weeks vd., 2002; deJong ve Bochdanovits, 2003). Yani, bu iki populasyonda *In(2L)t* inversiyonunun oldukça yüksek frekanslarda bulunması populasyonlara besin stresi ve hatta susuzluk ile başa

çıkmaları için bir avantaj sağlamış ve bu nedenle seçilmiş olma ihtimali kuvvetlidir. Bu nedenle bu populasyonlarda inversiyon, adaptif karakterlerin polimorfizmiyle ilişkilendirilen, bir birim olarak kalıtlanan (Huang vd., 2018; Jay vd., 2020; Thompson ve Jiggins, 2014) ve lokal adaptasyonda etkili olduğu bilinen (Schwveer vd., 2014) bir 'süpergen' görevi görüyor olabilir.

Tüm bu veriler göz önünde bulundurulduğunda, susuzluk toleransı süresinin ve farklı tuz konsantrasyonlarında gelişim süresinin, farklı çevresel koşullarda bulunan beş *D. melanogaster* populasyonunda *In(2L)t*, *In(3R)Payne* ve *In(3R)K* inversiyonlarıyla ilişkili olabileceği hipotezi kurulmuştur. Sonuçlarımızda öne çıkan en önemli bulgularımızdan biri susuzluk toleransı ile *In(2L)t* arasındaki olası ilişkidir. Vücut büyüklüğüyle ilişkilendirilen bir fenotipik karakter olan susuzluk direnci (Wang ve ark., 2021) vücut büyüklüğü ile birlikte seçilime uğramış olabilir. Bu nedenle ileriki çalışmalarda susuzluk direnci ile vücut büyüklüğü de incelenerek literatüre katkı sağlanabilir. *In(3R)Payne* ile rakım arasında çıkan anlamlı ilişki de yüksek rakım ve düşük rakım populasyonları ile gerçekleştirilecek bir çalışma ile geniş bir örnekleme çalışılarak bu sonucun test edilmesi önemli olabilir.

Küresel iklim değişiminin neden olduğu ve uzun vadede kuraklığa bağlı olarak neden olacağı tuzluluk artışı ile canlıların nasıl baş edeceği bilinmemektedir. Adaptasyon yeteneği çok yüksek olan *Drosophila*'dan elde ettiğimiz bu sonuçlar tuzluluğun lokal adaptasyondan çok populasyonun mevcut genetik varyasyonu ile ilişkili olabileceğini göstermektedir. Oldukça çorak ve tuzlu habitatlarda bulunan Kulu ve Harran populasyonlarının tuzlu ortamda gelişim süresi ve yaşayabilirlik değerlerinin Yeşilöz veya Çamlıhemşin populasyonlarından çok farklılaşmaması bunun sonucu olabilir. Durum bu ise tuz stresi ile başa çıkmak için diğer stres faktörlerinde olduğu gibi mevcut genetik çeşitliliğin önemli bir kriter olduğu ve artan tuzluluğun ilk tehdit edeceği canlıların genetik çeşitliliği düşük olan organizmalar olacağını düşündürmektedir.



## KAYNAKLAR

- Adler, L., Blomberg, A., Nilsson, A., Glycerol metabolism and osmoregulation in the salt-tolerant yeast *Debaryomyces hansenii*. *J. Bacteriol.* 162 (1985) 300–306.  
<https://doi.org/10.1128/JB.162.1.300-306.1985>
- Albers, M.A., Bradley, T.J., Fecundity in *Drosophila* following desiccation is dependent on nutrition and selection regime. *Physiol. Biochem. Zool.* 79 (2006) 857–865.  
<https://doi.org/10.1086/506002>
- Ananina, G., Peixoto, A.A., Bitner-Mathé, B.C., Souza, W.N., Basso da Silva, L., Valente, V.L.S., Klaczko, L.B., Chromosomal inversion polymorphism in *Drosophila mediopunctata*: seasonal, altitudinal, and latitudinal variation. *Genet. Mol. Biol.* 27 (2004) 61–69. <https://doi.org/10.1590/S1415-47572004000100011>
- Anderson, A., Collinge, J., Hoffmann, A., Kellett, M., McKechnie, S., Thermal tolerance trade-offs associated with the right arm of chromosome 3 and marked by the *hsr-omega* gene in *Drosophila melanogaster*. *Heredity (Edinb.)* 90 (2003) 195–202. <https://doi.org/10.1038/SJ.HDY.6800220>
- Anderson, A.R., Hoffmann, A.A., McKechnie, S.W., Umina, P.A., Weeks, A.R., The latitudinal cline in the *In(3R)Payne* inversion polymorphism has shifted in the last 20 years in Australian *Drosophila melanogaster* populations. *Mol. Ecol.* 14 (2005) 851–858. <https://doi.org/10.1111/J.1365-294X.2005.02445.X>
- Andolfatto, P., Kreitman, M., Molecular variation at the *In(2L)t* proximal breakpoint site in natural populations of *Drosophila melanogaster* and *D. simulans*. *Genetics* 154 (2000) 1681. <https://doi.org/10.1093/genetics/154.4.1681>
- Ashraf, M., and A. Orooj. "Salt stress effects on growth, ion accumulation and seed oil concentration in an arid zone traditional medicinal plant ajwain (*Trachyspermum ammi* [L.] Sprague)." *Journal of Arid Environments* 64.2 (2006): 209-220.

- Aulard, S., David, J.R., Lemeunier, F., Chromosomal inversion polymorphism in Afrotropical populations of *Drosophila melanogaster*. *Genet. Res.* 79 (2002) 49–63. <https://doi.org/10.1017/S0016672301005407>
- Ayala, D., Fontaine, M.C., Cohuet, A., Fontenille, D., Vitalis, R., Simard, F., Chromosomal inversions, natural selection and adaptation in the malaria vector *Anopheles funestus*. *Mol. Biol. Evol.* 28 (2011) 745–758. <https://doi.org/10.1093/molbev/msq248>
- Ayala, D., Zhang, S., Chateau, M., Fouet, C., Morlais, I., Costantini, C., Hahn, M.W., Besansky, N.J., Association mapping desiccation resistance within chromosomal inversions in the African malaria vector *Anopheles gambiae*. *Mol. Ecol.* 28 (2019) 1333–1342. <https://doi.org/10.1111/MEC.14880>
- Bakker, J., van Rijswijk, M.E.C., Weissing, F.J., Bijlsma, R., Consequences of fragmentation for the ability to adapt to novel environments in experimental *Drosophila* metapopulations. *Conserv. Genet.* 11 (2010) 435–448. <https://doi.org/10.1007/S10592-010-0052-5/FIGURES/5>
- Balanyá, Joan, et al. "Global genetic change tracks global climate warming in *Drosophila subobscura*." *Science* 313.5794 (2006): 1773-1775.
- Balanyà, J., et al. "The chromosomal polymorphism of *Drosophila subobscura*: a microevolutionary weapon to monitor global change." *Heredity* 103.5 (2009): 364-367.
- Bates, D., Maechler, M., *Matrix: Sparse and Dense Matrix Classes and Methods*. R package version 1.3 (2021) 2.
- Bates, D., Maechler, M., Bolker, B., *Fitting Linear Mixed-Effects Models Using lme4*. (2015) *J. Stat. Softw.*
- Batista, Marcos RD, Galina Ananina, and Louis B. Klaczko. "Unexpected long-term changes in chromosome inversion frequencies in a Neotropical *Drosophila* species." *Climate Research* 53.2 (2012): 131-140.
- Bazinet, A.L., Marshall, K.E., MacMillan, H.A., Williams, C.M., Sinclair, B.J., Rapid changes in desiccation resistance in *Drosophila melanogaster* are facilitated by changes in cuticular permeability. *J. Insect Physiol.* 56 (2010) 2006–2012.

- <https://doi.org/10.1016/J.JINSPHYS.2010.09.002>
- Bellard, C., Bertelsmeier, C., Leadley, P., Thuiller, W., Courchamp, F., Impacts of climate change on the future of biodiversity. *Ecol. Lett.* 15 (2012) 365–377.  
<https://doi.org/10.1111/J.1461-0248.2011.01736.X>
- Blomberg, A., Metabolic surprises in *Saccharomyces cerevisiae* during adaptation to saline conditions: questions, some answers and a model. *FEMS Microbiol. Lett.* 182 (2000) 1–8. <https://doi.org/10.1111/J.1574-6968.2000.TB08864.X>
- Both, C., Bouwhuis, S., Lessells, C.M., Visser, M.E., Climate change and population declines in a long-distance migratory bird. *Nat.* 2006 4417089 441 (2006) 81–83.  
<https://doi.org/10.1038/nature04539>
- Botkin, Daniel B., et al. "Forecasting the effects of global warming on biodiversity." *Bioscience* 57.3 (2007) 227-236.
- Calboli, F.C.F., Kennington, W.J., Partridge, L., QTL mapping reveals a striking coincidence in the positions of genomic regions associated with adaptive variation in body size in parallel clines of *Drosophila melanogaster* on different continents. *Evolution* 57 (2003) 2653–2658. <https://doi.org/10.1111/J.0014-3820.2003.TB01509.X>
- Campbell A, Kapos V, Scharlemann JPW, Bubb P, Chenery A, Coad L, Dickson B, Doswald N, Khan MSI, Kershaw F, Rashid M. Review of the Literature on the Links between Biodiversity and Climate Change: Impacts, Adaptation and Mitigation. In: Diversity SotCoB, editor. CBD Technical Series n°42. Secretariat of the Convention on Biological Diversity; Montreal: (2009) p. 124.
- Chelu, C., Mihaela, C., Gallia, B., Genetic Analysis *Drosophila melanogaster* Natural Populations Collected From Different Ecosystems Subjected to Abiotic Stress 27 (2011).
- Cheng, Changde, et al. "Ecological genomics of *Anopheles gambiae* along a latitudinal cline: a population-resequencing approach." *Genetics* 190.4 (2012) 1417-1432.
- Chippindale, A. K., Leroi, A. M., Kim, S. B., & Rose, M. R. Phenotypic plasticity and selection in *Drosophila* life-history evolution. I. Nutrition and the cost of reproduction. In *Methuselah flies: a case study in the evolution of aging* (1993)

122-144.

Chippindale, A. K., Gibbs, A. G., Sheik, M., Yee, K. J., Djawdan, M., Bradley, T. J., & Rose, M. R. Resource acquisition and the evolution of stress resistance in *Drosophila melanogaster*. *Evolution*, 52(5) (1998) 1342-1352.

Chovnick, A. Gene conversion and transfer of genetic information within the inverted region of inversion heterozygotes. *Genetics*, 75(1) (1973) 123-131.

Chown, S.L., Sørensen, J.G., Terblanche, J.S., Water loss in insects: An environmental change perspective. *J. Insect Physiol.* 57 (2011) 1070–1084.  
<https://doi.org/10.1016/J.JINSPHYS.2011.05.004>

Colombo, P.C., Chromosome inversion polymorphisms influence morphological traits in *Trimerotropis pallidipennis* (Orthoptera), *Genetica* (2002).

Corbett-Detig, R.B., Hartl, D.L., Population Genomics of Inversion Polymorphisms in *Drosophila melanogaster*. *PLoS Genet.* 8, (2012) e1003056.  
<https://doi.org/10.1371/journal.pgen.1003056>

Da Lage, J.L., Capy, P., David, J.R., Starvation and desiccation tolerance in *Drosophila melanogaster* adults: Effects of environmental temperature. *J. Insect Physiol.* 35 (1989) 453–457. [https://doi.org/10.1016/0022-1910\(89\)90051-6](https://doi.org/10.1016/0022-1910(89)90051-6)

Das, A., Singh, B.N., Genetic differentiation and inversion clines in Indian natural populations of *Drosophila melanogaster*. *Genome* 34(4) (1991) 618–625.

Delden, W. Van, Kamping, A., The Association between the Polymorphisms at the *Adh* and  $\alpha$ Gpdh Loci and the *In(2L)t* Inversion in *Drosophila melanogaster* in Relation to Temperature. *Evolution* (N. Y). 43 (1989) 775. <https://doi.org/10.2307/2409306>

De Jong, Gerdien, and Zoltán Bochdanovits. "Latitudinal clines in *Drosophila melanogaster*: Body size, allozyme frequencies, inversion frequencies, and the insulin-signalling pathway." *Journal of genetics* 82.3 (2003): 207-223.

Dmitrieva, A.S., Ivnitisky, S.B., Maksimova, I.A., Panchenko, P.L., Kachalkin, A. V., Markov, A. V., Yeasts affect tolerance of *Drosophila melanogaster* to food substrate with high NaCl concentration. *PLoS One* 14 (2019) e0224811.  
<https://doi.org/10.1371/JOURNAL.PONE.0224811>

- Dobzhansky, T., Sturtevant, A.H., Inversions in the Chromosomes of *Drosophila Pseudoobscura*. *Genetics* 23 (1938) 28. <https://doi.org/10.1093/genetics/23.1.28>
- Dobzhansky T., Genetics of Natural Populations. Xiv. a Response of Certain Gene Arrangements in the Third Chromosome of *DROSOPHILA PSEUDOBSCURA* to Natural Selection. *Genetics* 32 (1947) 142–467 60.
- Dunson, W.A., Travis, J., The Role of Abiotic Factors in Community Organization. <https://doi.org/10.1086/285270> 138 (1991) 1067–1091.  
<https://doi.org/10.1086/285270>
- Durmaz, E., Benson, C., Kapun, M., Schmidt, P., Flatt, T., An inversion supergene in *Drosophila* underpins latitudinal clines in survival traits. *J. Evol. Biol.* 31 (2018) 1354–1364. <https://doi.org/10.1111/JEB.13310>
- Durmaz, E., Kerdaffrec, E., Katsianis, G., Kapun, M., Flatt, T., How Selection Acts on Chromosomal Inversions. *eLS* 1 (2020) 307–315.  
<https://doi.org/10.1002/9780470015902.A0028745>
- Eakin, T., Witten, M., How Square Is The Survival Curve Of A Given Species? *Exp. Gerontol.* 30 (1995) 33–64.
- Etges, W.J., Levitan, M., Variable evolutionary response to regional climate change in a polymorphic species. *Biol. J. Linn. Soc.* 95 (2008) 702–718.  
<https://doi.org/10.1111/J.1095-8312.2008.01092.X>
- Fouet, C., Gray, E., Besansky, N.J., Costantini, C., Adaptation to Aridity in the Malaria Mosquito *Anopheles gambiae*: Chromosomal Inversion Polymorphism and Body Size Influence Resistance to Desiccation. *PLoS One* 7 (2012) e34841.  
<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0034841>
- Galludo, M., Canals, J., Pineda-Cirera, L., Esteve, C., Rosselló, M., Balanyà, J., Arenas, C., Mestres, F., Climatic adaptation of chromosomal inversions in *Drosophila subobscura*. *Genetica* 146 (2018) 433–441. <https://doi.org/10.1007/S10709-018-0035-X/TABLES/6>
- Gefen, Eran, Anthony J. Marlon, and Allen G. Gibbs. "Selection for desiccation resistance in adult *Drosophila melanogaster* affects larval development and metabolite accumulation." *Journal of Experimental Biology* 209.17 (2006) 3293-

3300.

- Ghosh, Shampa M., et al. "Does long-term selection for development time result in canalization: A test using *Drosophila melanogaster*." *Frontiers in Ecology and Evolution* 7 (2019) 228.
- Gibbs, A.G., Water balance in desert *Drosophila*: lessons from non-charismatic microfauna. *Comp. Biochem. Physiol. Part A Mol. Integr. Physiol.* 133 (2002) 781–789. [https://doi.org/10.1016/S1095-6433\(02\)00208-8](https://doi.org/10.1016/S1095-6433(02)00208-8)
- Gibbs, A.G., Matzkin, L.M., Evolution of water balance in the genus *Drosophila*. *J. Exp. Biol.* 204 (2001) 2331–2338. <https://doi.org/10.1242/JEB.204.13.2331>
- Gienapp, P., Teplitsky, C., Alho, J.S., Mills, J.A., Merilä, J., Climate change and evolution: disentangling environmental and genetic responses. *Mol. Ecol.* 17 (2008) 167–178. <https://doi.org/10.1111/J.1365-294X.2007.03413.X>
- Gilchrist, G.W., Jeffers, L.M., West, B., Folk, D.G., Suess, J., Huey, R.B., Clinal patterns of desiccation and starvation resistance in ancestral and invading populations of *Drosophila subobscura*. *Evol. Appl.* 1 (2008) 513. <https://doi.org/10.1111/J.1752-4571.2008.00040.X>
- Guntrip, J., Sibly, R.M., Phenotypic plasticity, genotype-by-environment interaction and the analysis of generalism and specialization in *Callosobruchus maculatus*. *Hered.* 1998 812 81 (1998) 198–204. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2540.1998.00354.x>
- Hardikar, A.A., Nath, B., Chromosomal polymorphism is associated with nematode parasitism in a natural population of a tropical midge. *Chromosoma*, 110(1) (2001) 58–64 | *Chromosom.* URL <https://sci-hub.se/10.1007/s004120000117> (accessed 12.23.21).
- Hardikar, A.A., Nath, B.B., Chromosomal polymorphism is associated with nematode parasitism in a natural population of a tropical midge. *Chromosoma* 110 (2001) 58–64. <https://doi.org/10.1007/S004120000117>
- Hasegawa, P.M., Bressan, R.A., Zhu, J.K., Bohnert, H.J., Plant Cellular And Molecular Responses To High Salinity. 51 (2003) 463–499. <https://doi.org/10.1146/ANNUREV.ARPLANT.51.1.463>

- Hintz, William D., and Rick A. Relyea. "A review of the species, community, and ecosystem impacts of road salt salinisation in fresh waters." *Freshwater biology* 64.6 (2019) 1081-1097.
- Hoffmann, A.A., Physiological climatic limits in *Drosophila*: patterns and implications. *J. Exp. Biol.* 213 (2010) 870–880. <https://doi.org/10.1242/JEB.037630>
- Hoffmann, A.A., Acclimation For Desiccation Resistance In *Drosophila* : Species And Population Comparisons. I. *Insect Physiol* 37 (1991) 757–762.
- Hoffmann, A.A., Harshman, L.G., Desiccation and starvation resistance in *Drosophila*: patterns of variation at the species, population and intrapopulation levels. *Hered.* 1999 836 83 (1999) 637–643. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2540.1999.00649.x>
- Hoffmann, Ary A., Parsons, P.A., An integrated approach to environmental stress tolerance and life-history variation: desiccation tolerance in *Drosophila*. *Biol. J. Linn. Soc.* 37 (1989) 117–136. <https://doi.org/10.1111/J.1095-8312.1989.TB02098.X>
- Hoffmann, Ary A, Parsons, P.A., Selection for Increased Desiccation Resistance in *Drosophila melanogaster*: Additive Genetic Control and Correlated Responses for Other Stresses (1989)
- Hoffmann, A.A., Rieseberg, L.H., Revisiting the impact of inversions in evolution: From population genetic markers to drivers of adaptive shifts and speciation? *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.* (2008) <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.39.110707.173532>
- Hoffmann, A.A., Sgrò, C.M., Weeks, A.R., Chromosomal inversion polymorphisms and adaptation. *Rev. TRENDS Ecol. Evol.* 19. (2004) <https://doi.org/10.1016/j.tree.2004.06.013>
- Hoffmann, A.A., Shirriffs, J., Scott, M., Relative importance of plastic vs genetic factors in adaptive differentiation: geographical variation for stress resistance in *Drosophila melanogaster* from eastern Australia. *Funct. Ecol.* 19 (2005) 222–227. <https://doi.org/10.1111/J.1365-2435.2005.00959.X>
- Hoffmann, A.A., Sørensen, J.G., Loeschcke, V., Adaptation of *Drosophila* to temperature extremes: Bringing together quantitative and molecular approaches. *J.*

- Therm. Biol. (2003) [https://doi.org/10.1016/S0306-4565\(02\)00057-8](https://doi.org/10.1016/S0306-4565(02)00057-8)
- Hoffmann, A.A., Weeks, A.R., Climatic selection on genes and traits after a 100 year-old invasion: a critical look at the temperate-tropical clines in *Drosophila melanogaster* from eastern Australia. *Genetica* 129 (2007) 133–147. <https://doi.org/10.1007/S10709-006-9010-Z>
- Hothorn, T., Bretz, F., Westfall, P., multcomp: Simultaneous Inference in General Parametric Models. *Biometrical J.* (2008)
- Huang, K., Rieseberg, L.H., Frequency, Origins, and Evolutionary Role of Chromosomal Inversions in Plants. *Front. Plant Sci.* 11 (2020) 296. <https://doi.org/10.3389/FPLS.2020.00296/BIBTEX>
- Huang, Y.C., Dang, V.D., Chang, N.C., Wang, J., Multiple large inversions and breakpoint rewiring of gene expression in the evolution of the fire ant social supergene. *Proc. R. Soc. B Biol. Sci.* 285 (2018) <https://doi.org/10.1098/RSPB.2018.0221>
- Hughes, L., Biological consequences of global warming: is the signal already apparent? *Trends Ecol. Evol.* 15 (2000a) 56–61. [https://doi.org/10.1016/S0169-5347\(99\)01764-4](https://doi.org/10.1016/S0169-5347(99)01764-4)
- Hughes, Diarmaid. "Evaluating genome dynamics: the constraints on rearrangements within bacterial genomes." *Genome biology* 1.6 (2000b) 1-8.
- IBM Corp., IBM SPSS Statistics for Windows, Version 22.0. (2013) Armonk, NY: IBM Corp.
- Jay, P., Aubier, T.G., Joron, M., Admixture can readily lead to the formation of supergenes. (2020) *bioRxiv* 2020.11.19.389577. <https://doi.org/10.1101/2020.11.19.389577>
- Kapun, M., Flatt, T., The adaptive significance of chromosomal inversion polymorphisms in *Drosophila melanogaster*. *Mol. Ecol.* 28 (2019) 1263–1282. <https://doi.org/10.1111/MEC.14871>
- Kapun, M., Schmidt, C., Durmaz, E., Schmidt, P.S., Flatt, T., Parallel effects of the inversion In(3R)Payne on body size across the North American and Australian clines in *Drosophila melanogaster*. *J. Evol. Biol.* 29 (2016) 1059–1072.



<https://doi.org/10.1111/JEB.12847>

Kapun, M., Van Schalkwyk, H., McAllister, B., Flatt, T., Schlötterer, C., Inference of chromosomal inversion dynamics from Pool-Seq data in natural and laboratory populations of *Drosophila melanogaster*. *Mol. Ecol.* 23 (2014) 1813–1827.

<https://doi.org/10.1111/MEC.12594>

Karan, D., Parkash, R., Desiccation tolerance and starvation resistance exhibit opposite latitudinal clines in Indian geographical populations of *Drosophila kikkawai*. *Ecol. Entomol.* 23 (1998) 391–396. <https://doi.org/10.1046/J.1365-2311.1998.00157.X>

Kassambara, A., ggpubr: “ggplot2” Based Publication Ready Plots. R package version 0.4.0 (2020)

Kawano, T., Shimoda, M., Matsumoto, H., Ryuda, M., Tsuzuki, S., Hayakawa, Y., Identification of a gene, *Desiccate*, contributing to desiccation resistance in *Drosophila melanogaster*. *J. Biol. Chem.* 285 (2010) 38889–38897.

<https://doi.org/10.1074/JBC.M110.168864>

Kellermann, V., Hoffmann, A.A., Overgaard, J., Loeschcke, V., Sgrò, C.M., Plasticity for desiccation tolerance across *Drosophila* species is affected by phylogeny and climate in complex ways. *Proc. R. Soc. B Biol. Sci.* 285 (2018)

<https://doi.org/10.1098/RSPB.2018.0048>

Kellermann, V., Loeschcke, V., Hoffmann, A.A., Kristensen, T.N., Fløjgaard, C., David, J.R., Svenning, J.C., Overgaard, J., Phylogenetic Constraints In Key Functional Traits Behind Species’ Climate Niches: Patterns Of Desiccation And Cold Resistance Across 95 *Drosophila* Species. *Evolution (N. Y.)*. 66 (2012) 3377–3389. <https://doi.org/10.1111/J.1558-5646.2012.01685.X>

Kellermann, V., Van Heerwaarden, B., Sgrò, C.M., Hoffmann, A.A., Fundamental evolutionary limits in ecological traits drive *drosophila* species distributions. *Science (80-. )*. 325 (2009) 1244–1246.

[https://doi.org/10.1126/SCIENCE.1175443/SUPPL\\_FILE/KELLERMANN-SOM.PDF](https://doi.org/10.1126/SCIENCE.1175443/SUPPL_FILE/KELLERMANN-SOM.PDF)

Kennison, James A. "Dissection of larval salivary glands and polytene chromosome preparation." *CSH protocols* 2008 (2008) pdb-prot4708.

- Kirkpatrick, M., How and why chromosome inversions evolve. *PLoS Biol.* 8 (2010)  
<https://doi.org/10.1371/journal.pbio.1000501>
- Kirkpatrick, M., Barton, N., Chromosome inversions, local adaptation and speciation. *Genetics* 173 (2006) 419–434. <https://doi.org/10.1534/genetics.105.047985>
- Knibb, W.R., Chromosome inversion polymorphisms in *Drosophila melanogaster* II. Geographic clines and climatic associations in Australasia, North America and Asia. *Genet.* 1982 583 58 (1982) 213–221. <https://doi.org/10.1007/BF00128015>
- Knibb, W.R., Oakeshott, J.G., Gibson, J.B., Chromosome Inversion Polymorphisms In *Drosophila Melanogaster*. I. Latitudinal Clines And Associations Between Inversions In Australasian Populations. *Genetics* 98 (1981)
- Koller, P. "Origin of variations within species." *Nature* 135.3402 (1935) 69-70.
- L. Hauvermale, A., N.M.E. Sanad, M., Phenological Plasticity of Wild and Cultivated Plants. *Plant Communities Their Environment* (2020)  
<https://doi.org/10.5772/INTECHOPEN.85070>
- Lavington, E., Kern, A.D., The Effect of Common Inversion Polymorphisms In(2L)t and In(3R)Mo on Patterns of Transcriptional Variation in *Drosophila melanogaster*. *G3 (Bethesda)*. 7 (2017) 3659–3668.  
<https://doi.org/10.1534/G3.117.1133>
- Lapola, David M., Marcos D. Oyama, and Carlos A. Nobre. "Exploring the range of climate biome projections for tropical South America: the role of CO2 fertilization and seasonality." *Global Biogeochemical Cycles* 23.3 (2009).
- Lenth, R. V., emmeans: Estimated Marginal Means, aka Least-Squares Means. R package version 1.7.0. (2021)
- Lenth, R. V., Least-Squares Means: The R Package lsmeans. *J. Stat. Software* (2016).
- Lowry, D.B., Willis, J.H., Correction: A Widespread Chromosomal Inversion Polymorphism Contributes to a Major Life-History Transition, Local Adaptation, and Reproductive Isolation. *PLoS Biol.* 10 (2012) e1000500.  
<https://doi.org/10.1371/ANNOTATION/CAA1B7DD-9B6D-44DB-B6CE-666954903625>

- Magistad, O. C., et al. "Effect of salt concentration, kind of salt, and climate on plant growth in sand cultures." *Plant Physiology* 18.2 (1943): 151.
- Mangiafico, S., rcompanion: Functions to Support Extension Education Program Evaluation. R package version 2.4.1 (2021)
- Martin, K., Daniel K, F., Jerome, G., Flatt, T., Genomic Evidence for Adaptive Inversion Clines in *Drosophila melanogaster*. *Mol. Biol. Evol.* 33 (2016) 1317–1336. <https://doi.org/10.1093/MOLBEV/MSW016>
- Matzkin, L.M., Merritt, T.J.S., Zhu, C.T., Eanes, W.F., The Structure and Population Genetics of the Breakpoints Associated With the Cosmopolitan Chromosomal Inversion In(3R)Payne in *Drosophila melanogaster*. *Genetics* 170 (2005) 1143–1152. <https://doi.org/10.1534/GENETICS.104.038810>
- Mettler, L.E., Voelker, R.A., Mukai, T., Inversion clines in populations of *Drosophila melanogaster*. *Genetics* 87 (1977) 169–176.
- Miyakawa, Y., Bimodal response in a chemotactic behaviour of *Drosophila* larvae to monovalent salts. *J. Insect Physiol.* 27 (1981) 387–392. [https://doi.org/10.1016/0022-1910\(81\)90016-0](https://doi.org/10.1016/0022-1910(81)90016-0)
- Miyoshi, Y. "On the resistibility of drosophila to sodium chloride I. strain difference and heritability in *D. melanogaster*." *Genetics* 46.8 (1961) 935.
- Miyoshi, Y., and Nakamura, K. "On The Resistibility Of *Drosophila* To Sodium Chloride Ii. Differences In The Resistibility At Different Developmental Stages." *The Japanese Journal of Genetics* 43.5 (1968) 365-376.
- Munté, A., Rozas, J., Aguadé, M., Segarra, C., Chromosomal Inversion Polymorphism Leads to Extensive Genetic Structure: A Multilocus Survey in *Drosophila subobscura*. *Genetics* 169 (2005) 1573. <https://doi.org/10.1534/GENETICS.104.032748>
- Navarro, Arcadio, et al. "Recombination and gene flux caused by gene conversion and crossing over in inversion heterokaryotypes." *Genetics* 146.2 (1997) 695-709.
- Niewalda, T., Singhal, N., Fiala, A., Saumweber, T., Wegener, S., Gerber, B., Salt Processing in Larval *Drosophila*: Choice, Feeding, and Learning Shift from Appetitive to Aversive in a Concentration-Dependent Way. *Chem. Senses* 33

(2008) 685–692. <https://doi.org/10.1093/CHEMSE/BJN037>

Önder, B.Ş., Coşkun, N.S., Aksoy, C.F., Şenkal, Ş.S., Demir, E., Kapun, M., Rapid adaptation of stress related traits in *Drosophila melanogaster* to seasonal changing environment, in: ESEB, Turku, Finland (2019)

Oneal, E., Lowry, D.B., Wright, K.M., Zhu, Z., Willis, J.H., Divergent population structure and climate associations of a chromosomal inversion polymorphism across the *Mimulus guttatus* species complex. *Mol. Ecol.* 23 (2014) 2844–2860. <https://doi.org/10.1111/MEC.12778>

Overgaard, J., Kearney, M.R., Hoffmann, A.A., Sensitivity to thermal extremes in Australian *Drosophila* implies similar impacts of climate change on the distribution of widespread and tropical species. *Glob. Chang. Biol.* 20 (2014) 1738–1750. <https://doi.org/10.1111/GCB.12521>

Parida, A.K., Das, A.B., Salt tolerance and salinity effects on plants: a review. *Ecotoxicol. Environ. Saf.* 60 (2005) 324–349. <https://doi.org/10.1016/J.ECOENV.2004.06.010>

Parkash', R., Munjal', A.K., Climatic selection of starvation tropical drosophilids and desiccation resistance in populations of some. *J. Zool. Syst. Evol. Res.* 37 (1999) 195–202.

Parkash, R., Dau, Aggarwal, D., Ranga, P., Singh, D., Divergent strategies for adaptation to desiccation stress in two *Drosophila* species of immigrans group. (2012a) <https://doi.org/10.1007/s00360-012-0655-x>

Parkash, R., Rajpurohit, S., Ramniwas, S., Changes in body melanisation and desiccation resistance in highland vs. lowland populations of *D. melanogaster*. *J. Insect Physiol.* 54 (2008) 1050–1056. <https://doi.org/10.1016/J.JINSPHYS.2008.04.008>

Parkash, R., Ramniwas, S., Kajla, B., Aggarwal, D.D., Divergence of desiccation-related traits in two *Drosophila* species of the takahashii subgroup from the western Himalayas. *J. Exp. Biol.* 215 (2012b) 2181–2191. <https://doi.org/10.1242/JEB.065730>

Parkash, R., Tyagi, P.K., Sharma, I., Rajpurohit, S., Adaptations to environmental stress

- in altitudinal populations of two *Drosophila* species. *Physiol. Entomol.* 30 (2005) 353–361. <https://doi.org/10.1111/J.1365-3032.2005.00470.X>
- Parmesan, Camille. "Ecological and evolutionary responses to recent climate change." *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.* 37 (2006): 637-669.
- Passananti, H. B., Deckert-Cruz, D. J., Chippindale, A. K., Le, B. H., & Roses, M. R. Reverse evolution of aging in *Drosophila melanogaster*. In *Methuselah Flies: A case study in the evolution of aging* (2004) 296-322.
- Patil, I., Visualizations with statistical details: The `{'ggstatsplot'}` approach. *J. Open Source Softw.* 6 (2021) 3167.
- Payne, F. "Crossover modifiers in the third chromosome of *Drosophila melanogaster*." *Genetics* 9.4 (1924) 327.
- Pedersen, T.L., 2020. patchwork: The Composer of Plots. R package version 1.1.1.
- Pettenati, M. J., et al. "Paracentric inversions in humans: a review of 446 paracentric inversions with presentation of 120 new cases." *American journal of medical genetics* 55.2 (1995) 171-187.
- Pörtner, H., Climate change and temperature-dependent biogeography: oxygen limitation of thermal tolerance in animals. *Naturwissenschaften* 2001 884 88 (2001) 137–146. <https://doi.org/10.1007/S001140100216>
- Powsner, L., The Effects of Temperature on the Durations of the Developmental Stages of *Drosophila melanogaster* on JSTOR. *Physiol. Zool.* 8 (1935) 474–520.
- Puig, M., Casillas, S., Villatoro, S., Cáceres, M., Human inversions and their functional consequences. *Brief. Funct. Genomics* 14 (2015) 369. <https://doi.org/10.1093/BFGP/ELV020>
- R, C.T., 2021. Core Team (2021). R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical. *A Lang. Environ. Stat. Comput.* R Found. Stat.
- Rahman, M.S., Di, L., Yu, E.G., Tang, J., Lin, L., Zhang, C., Yu, Z., Gaigalas, J., Impact of climate change on soil salinity: A remote sensing based investigation in coastal Bangladesh. 2018 7th Int. Conf. Agro-Geoinformatics, Agro-

Geoinformatics (2018). <https://doi.org/10.1109/AGRO-GEOINFORMATICS.2018.8476036>

- Rajpurohit, S., Gefen, E., Bergland, A.O., Petrov, D.A., Gibbs, A.G., Schmidt, P.S., Spatiotemporal dynamics and genome-wide association analysis of desiccation tolerance in *Drosophila melanogaster*. *Mol. Ecol.* 27 (2018) 3525–3540. <https://doi.org/10.1111/MEC.14814>
- Rako, L., Anderson, A.R., Sgrò, C.M., Stocker, A.J., Hoffmann, A.A., The association between inversion In(3R)Payne and clinally varying traits in *Drosophila melanogaster*. *Genetica* 128 (2006) 373–384. <https://doi.org/10.1007/S10709-006-7375-7>
- Rane, R. V., Pearce, S.L., Li, F., Coppin, C., Schiffer, M., Shirriffs, J., Sgrò, C.M., Griffin, P.C., Zhang, G., Lee, S.F., Hoffmann, A.A., Oakeshott, J.G., Genomic changes associated with adaptation to arid environments in cactophilic *Drosophila* species. *BMC Genomics* 20 (2019) 1–22. <https://doi.org/10.1186/S12864-018-5413-3/FIGURES/4>
- Rane, R. V., Rako, L., Kapun, M., Lee, S.F., Hoffmann, A.A., Genomic evidence for role of inversion 3RP of *Drosophila melanogaster* in facilitating climate change adaptation. *Mol. Ecol.* 24 (2015) 2423–2432. <https://doi.org/10.1111/MEC.13161>
- Rank, N.E., Dahlhoff, E.P., Allele Frequency Shifts In Response To Climate Change And Physiological Consequences Of Allozyme Variation In A Montane Insect. *Evolution* (N. Y). 56 (2002) 2278–2289. <https://doi.org/10.1111/J.0014-3820.2002.TB00151.X>
- Réale, Denis, et al. "Genetic and plastic responses of a northern mammal to climate change." *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences* 270.1515 (2003): 591-596.
- Rezende, E.L., Balanyà, J., Rodríguez-Trelles, F., Rego, C., Fragata, I., Matos, M., Serra, L., Santos, M., Climate change and chromosomal inversions in *Drosophila subobscura*. *Clim. Res.* 43 (2010) 103–114. <https://doi.org/10.3354/CR00869>
- Rizopoulos D, "ltm: An R package for Latent Variable Modelling and Item Response Theory Analyses." *Journal of Statistical Software*, 17(5) (2006) 1–25. <https://doi.org/10.18637/jss.v017.i05>.

- Rodrigues, M.F., Cogni, R., Genomic Responses to Climate Change: Making the Most of the *Drosophila* Model. *Front. Genet.* 12 (2021) 1212.  
<https://doi.org/10.3389/FGENE.2021.676218/BIBTEX>
- Rodríguez-Trelles, F., Tarrío, R., Santos, M., Genome-wide evolutionary response to a heat wave in *Drosophila*. *Biol. Lett.* 9. (2013)  
<https://doi.org/10.1098/RSBL.2013.0228>
- Rowley, Janet D. "The critical role of chromosome translocations in human leukemias." *Annual review of genetics* 32.1 (1998) 495-519.
- Russell, C., Wessnitzer, J., Young, J., Armstrong, J., Webb, B., Dietary salt levels affect salt preference and learning in larval *Drosophila*. *PLoS One* 6. (2011)  
<https://doi.org/10.1371/JOURNAL.PONE.0020100>
- Salamin, Nicolas, et al. "Assessing rapid evolution in a changing environment." *Trends in ecology & evolution* 25.12 (2010): 692-698.
- Schofield, Carl L. "Acid precipitation: effects on fish." *Ambio* (1976) 228-230.
- Schwander, T., Libbrecht, R., Keller, L., Supergenes and Complex Phenotypes. *Curr. Biol.* 24 (2014) R288–R294. <https://doi.org/10.1016/J.CUB.2014.01.056>
- Service, P. M. & Rose, M. R., Genetic covariation among life-history components: the effects of novel environments. *Evolution*, 39 (1985) 943-945.
- Sezgin, E., Duvernell, D.D., Matzkin, L.M., Duan, Y., Zhu, C.T., Verrelli, B.C., Eanes, W.F., Single-Locus Latitudinal Clines and Their Relationship to Temperate Adaptation in Metabolic Genes and Derived Alleles in *Drosophila melanogaster*. *Genetics* 168 (2004) 923. <https://doi.org/10.1534/GENETICS.104.027649>
- Shi, H., Ishitani, M., Kim, C., Zhu, J.K., The *Arabidopsis thaliana* salt tolerance gene *SOS1* encodes a putative Na<sup>+</sup>/H<sup>+</sup> antiporter. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 97 (2000) 6896–6901. <https://doi.org/10.1073/PNAS.120170197>
- Singh, G., Inversion Effects. *Encycl. Anim. Cogn. Behav.* 1–4 (2020)  
[https://doi.org/10.1007/978-3-319-47829-6\\_806-1](https://doi.org/10.1007/978-3-319-47829-6_806-1)
- Singman, H., Bolker, B., Westfall, J., Aust, F., S. Ben-Shachar, M., afex: Analysis of Factorial Experiments. R package version 1.0-1 (2021) <https://CRAN.R->

project.org/package=afex.

Solé, E., Balanya`Balanya`balanya`, J., Sperlich, D., Lui´, L., Serra, L., Long-Term Changes In The Chromosomal Inversion Polymorphism Of *Drosophila Subobscura*. I. Mediterranean Populations From Southwestern Europe. *Evolution* (N. Y). 56 (2002) 830–835.

Somero, G.N., The physiology of climate change: how potentials for acclimatization and genetic adaptation will determine ‘winners’ and ‘losers.’ *J. Exp. Biol.* 213 (2010) 912–920. <https://doi.org/10.1242/JEB.037473>

Sørensen, J.G., Norry, F.M., Scannapieco, A.C., Loeschcke, V., Altitudinal variation for stress resistance traits and thermal adaptation in adult *Drosophila buzzatii* from the New World, in: *Journal of Evolutionary Biology*. John Wiley & Sons, Ltd, pp. (2005a) 829–837. <https://doi.org/10.1111/j.1420-9101.2004.00876.x>

Stergiopoulos, K., Cabrero, P., Davies, S.-A., Dow, J.A.T., Salty dog, an SLC5 symporter, modulates *Drosophila* response to salt stress. <https://doi.org/10.1152/physiolgenomics.90360.2008> 37 (2009) 1–11. <https://doi.org/10.1152/PHYSIOLGENOMICS.90360.2008>

Sturtevant A. H., Genetic factors affecting the strength of linkage in *Drosophila*. *Proc. Nation. Acad. Sci.*, 3 (1917) 555-558

Sturtevant AH. Contributions to the Genetics of *Drosophila melanogaster*. III. Inherited Linkage Variations in the Second Chromosome, vol. 278 (1919) 305–341. Carnegie Institution of Washington Publication: Washington.

Telonis-Scott, M., Gane, M., DeGaris, S., Sgró, C.M., Hoffmann, A.A., High Resolution Mapping of Candidate Alleles for Desiccation Resistance in *Drosophila melanogaster* under Selection. *Mol. Biol. Evol.* 29 (2012) 1335–1351. <https://doi.org/10.1093/MOLBEV/MSR294>

Thompson, M.J., Jiggins, C.D., Supergenes and their role in evolution. *Hered.* 2014 1131 113 (2014) 1–8. <https://doi.org/10.1038/hdy.2014.20>

Thomson, D.M., Local bumble bee decline linked to recovery of honey bees, drought effects on floral resources. *Ecol. Lett.* 19 (2016) 1247–1255. <https://doi.org/10.1111/ELE.12659>



- Van't Land, J., Van Putten, W.F., Villarroel, H., Kamping, A., Van Velden, W.,  
 Latitudinal Variation for Two Enzyme Loci and an Inversion Polymorphism in  
*Drosophila Melanogaster* From Central and South America. *Evolution* (N. Y). 54  
 (2000) 201–209.
- Van Heerwaarden, Belinda, and Ary A. Hoffmann. "Global warming: fly populations  
 are responding rapidly to climate change." *Current Biology* 17.1 (2007): R16-R18.
- Van Herrewege, J., David, J.R., Starvation and desiccation tolerances in *Drosophila*:  
 Comparison of species from different climatic origins.  
<http://dx.doi.org/10.1080/11956860.1997.11682389> 4 (2016) 151–157.  
<https://doi.org/10.1080/11956860.1997.11682389>
- Vanessa, C., Catia, V., Amadeu M V M, S., Etelvina, F., Rosa, F., Physiological and  
 biochemical responses of three Veneridae clams exposed to salinity changes.  
*Comp. Biochem. Physiol. B. Biochem. Mol. Biol.* 177–178 (2014) 1–9.  
<https://doi.org/10.1016/J.CBPB.2014.08.001>
- Várallyay, G., Climate Change, Soil Salinity and Alkalinity. *Soil Responses to Clim.*  
*Chang.* (1994) 39–54. [https://doi.org/10.1007/978-3-642-79218-2\\_4](https://doi.org/10.1007/978-3-642-79218-2_4)
- Velasco, J., Gutiérrez-Cánovas, C., Botella-Cruz, M., Sánchez-Fernández, D., Arribas,  
 P., Carbonell, J.A., Millán, A., Pallarés, S., Effects of salinity changes on aquatic  
 organisms in a multiple stressor context. *Philos. Trans. R. Soc. B Biol. Sci.* 374  
 (2019) <https://doi.org/10.1098/RSTB.2018.0011>
- Walther, G.-R., Post, E., Convey, P., Menzel, A., Parmesan, C., Beebee, T.J.C.,  
 Fromentin, J.-M., Hoegh-Guldberg, O., Bairlein, F., Ecological responses to recent  
 climate change. *Nat.* 2002 4166879 416 (2002) 389–395.  
<https://doi.org/10.1038/416389a>
- Wang, Y., Ferveur, J.F., Moussian, B., Eco-genetics of desiccation resistance in  
*Drosophila*. *Biol. Rev.* 96 (2021) 1421–1440. <https://doi.org/10.1111/BRV.12709>
- Weeks, A.R., McKechnie, S.W., Hoffmann, A.A., Dissecting adaptive clinal variation:  
 markers, inversions and size/stress associations in *Drosophila melanogaster* from a  
 central field population. *Ecol. Lett.* 5 (2002) 756–763.  
<https://doi.org/10.1046/J.1461-0248.2002.00380.X>

- Wellenreuther, M., Bernatchez, L., Eco-Evolutionary Genomics of Chromosomal Inversions. *Trends Ecol. Evol.* 33 (2018) 427–440.  
<https://doi.org/10.1016/J.TREE.2018.04.002>
- Wickham, H., *ggplot2: Elegant Graphics for Data Analysis*. Springer-Verlag New York (2016).
- Wickham, H., *plyr: The Split-Apply-Combine Strategy for Data Analysis*. *J. Stat. Softw* (2011).
- Wickham, H., Bryan, J., *readxl: Read Excel Files*. R package version 1.3.1 (2019).
- Wickham, H., François, R., Henry, L., Müller, K., *dplyr: A Grammar of Data Manipulation*. R package version 1.0.7 (2021)
- Wickham, H., Seidel, D., *scales: Scale Functions for Visualization*. R package version 1.1.1 (2020)
- Wingfield, J.C., Ecological processes and the ecology of stress: the impacts of abiotic environmental factors [WWW Document]. *Funct. Ecol.* 27(1) (2013). URL [https://www.jstor.org/stable/23480531?seq=1#metadata\\_info\\_tab\\_contents](https://www.jstor.org/stable/23480531?seq=1#metadata_info_tab_contents) (accessed 9.19.21).
- Young, I., Gropp, K., Fazil, A., Smith, B.A., Knowledge synthesis to support risk assessment of climate change impacts on food and water safety: A case study of the effects of water temperature and salinity on *Vibrio parahaemolyticus* in raw oysters and harvest waters. *Food Res. Int.* 68 (2015) 86–93.  
<https://doi.org/10.1016/J.FOODRES.2014.06.035>
- Zhu, Jian-Kang. "Plant salt tolerance." *Trends in plant science* 6.2 (2001) 66-71.

## EKLER

**Çizelge Ek1.** Soy hatlarına ait eşey ayrı ortalama susuzluk toleransı sürelerini gösteren betimleyici istatistikler.

Populasyon	Soy Hattı	Dişiler			Erkekler		
		N	Süre	Standart Sapma	N	Süre	Standart Sapma
YE	YE1	99	14,8283	2,78495	100	11,0400	2,07885
YE	YE11	96	18,3125	3,61666	99	13,9495	2,95329
YE	YE15	100	15,9000	3,06660	99	11,5960	2,21737
YE	YE17	395	19,1468	3,55646	397	14,3098	3,12730
YE	YE29	97	19,9485	3,82800	100	12,9700	1,70238
YE	YE34	100	18,8600	4,03525	89	13,7079	3,27942
YE	YE4	100	23,1500	4,24591	98	17,3980	2,87449
YE	YE10	100	22,1000	4,13289	96	16,0208	3,08128
YE	YE23	99	15,8687	3,27217	100	11,2900	1,90849
YE	YE27	99	14,1717	2,56762	100	11,3200	1,21339
YE	YE28	99	15,7071	2,94248	102	12,6373	2,25937
YE	YE30	99	19,5152	3,88446	100	15,4900	3,05007
YE	YE31	99	22,3131	3,47189	98	15,6429	2,62521
YE	YE32	100	16,5400	3,06634	100	12,9000	1,96176
YE	YE5	98	22,6837	4,36622	97	16,6907	3,08005
CH	ÇH1	99	17,2323	2,97208	100	12,9000	1,99747
CH	ÇH10	100	15,0300	3,26739	99	11,3737	2,07800
CH	ÇH11	98	17,1531	3,53291	100	12,6300	1,96255
CH	ÇH12	100	18,5600	3,39137	100	13,5500	2,40107
CH	ÇH13	59	14,4915	3,51535	49	14,1633	2,14425
CH	ÇH14	99	18,4848	2,77512	99	14,1010	1,78711
CH	ÇH15	100	13,1700	1,94913	98	10,6633	1,38433
CH	ÇH16	90	13,2667	2,17648	60	10,7833	1,13633
CH	ÇH17	100	15,8500	2,81545	100	11,8500	1,72548
CH	ÇH2	97	18,1546	3,33648	98	12,2857	1,82762
CH	ÇH20	87	15,4483	2,82332	97	11,6186	1,77625
CH	ÇH21	97	18,2268	3,72912	98	14,1837	2,39564
CH	ÇH3	99	22,3434	3,16602	99	14,2828	2,55567
CH	ÇH4	100	15,2500	3,64144	100	11,8800	2,27982
CH	ÇH5	99	18,0909	3,12361	98	12,4592	2,14028
CH	ÇH6	100	15,8100	2,72917	100	12,0100	1,74943
CH	ÇH7	100	20,5200	4,13040	100	13,8200	2,59518
CH	ÇH8	95	14,8737	3,34296	91	11,9890	1,98043
CH	ÇH9	69	16,2609	3,13731	90	11,9000	2,27369
CHR	CHR1	100	11,5800	2,34059	98	9,4898	1,86804
CHR	CHR10	101	19,7426	2,97541	100	17,7000	2,84090
CHR	CHR12	100	16,2600	3,02722	100	15,1800	2,19448
CHR	CHR13	99	12,0101	2,81213	100	9,6800	1,75741
CHR	CHR14	98	12,1735	2,80657	98	9,1531	1,72520

Populasyon	Soy Hattı	Dişiler			Erkekler		
		N	Süre	Standart Sapma	N	Süre	Standart Sapma
CHR	CHR2	100	15,6200	2,72208	100	13,0100	2,06703
CHR	CHR3	100	14,1000	3,53768	98	11,4796	2,89767
CHR	CHR4	98	12,7041	2,56145	98	11,0918	1,98493
CHR	CHR5	99	15,0808	2,74299	96	11,5521	1,83458
CHR	CHR7	98	15,2245	2,76029	100	11,9500	1,99684
CHR	CHR8	100	17,4400	2,72408	98	13,1327	2,12805
CHR	CHR9	99	12,2525	1,91846	100	11,0800	2,09222
KU	K1	98	21,6224	3,42374	98	16,3367	2,52796
KU	K10	99	19,9899	3,92141	99	14,2121	2,74892
KU	K11	97	23,5670	3,66261	97	15,8247	2,22210
KU	K12	99	19,8384	4,49877	100	14,6500	2,90376
KU	K13	98	19,4082	3,20385	99	14,0808	2,00854
KU	K14	98	16,2755	4,40894	100	12,9900	2,30281
KU	K15	96	18,3542	3,76404	100	12,8800	2,40067
KU	K2	100	24,7300	4,40582	99	15,3030	2,70470
KU	K3	99	20,3535	4,04645	99	14,5455	2,83661
KU	K4	100	16,9400	3,68678	100	12,4900	2,61501
KU	K5	100	17,9600	2,88472	100	13,7200	2,48259
KU	K6	99	19,9798	4,24740	99	14,4646	2,74907
KU	K7	99	22,1515	3,05181	99	14,3737	2,11209
KU	K8	98	19,5102	4,59099	99	14,3939	2,48595
KU	K9	98	18,9592	2,77663	89	14,3708	2,01912
HA	HA1	99	18,6768	3,18424	100	12,5900	2,27012
HA	HA10	98	13,2143	4,09488	100	8,6200	2,00394
HA	HA12	99	19,8182	3,58387	99	16,0202	2,58323
HA	HA13	97	18,8247	2,74625	99	14,5051	2,23321
HA	HA14	100	14,1600	3,85002	100	12,2600	1,80695
HA	HA15	100	14,6600	2,54741	100	12,6900	1,93163
HA	HA2	88	14,2841	2,63900	100	10,8000	1,89630
HA	HA3	100	16,4100	2,87481	100	12,3500	1,83883
HA	HA4	99	16,1414	2,89972	101	13,4059	2,20081
HA	HA5	99	12,6162	3,94531	95	11,0316	2,56595
HA	HA6	100	13,1700	2,97822	98	9,9898	1,38843
HA	HA8	100	19,3500	5,06199	98	14,7959	2,72809
HA	HA9	100	14,0200	3,08132	89	9,4607	1,82816

**Çizelge Ek2.** Soy hatlarının farklı tuz konsantrasyonlarında yumurtadan pupaya (Y-P), eşey ayrı yumurtadan ergine (Y-E) ve pupadan ergine (P-E) ortalama gelişim süresi (dakika) ve standart sapma değerlerini, soy hattı sayılarının (N) ortalama gelişim süresinin betimleyici istatistiklerini gösteren çizelge.

Gelişim Süresi (Dakika)														
Populasyon	Soy Hattı	Doz	Yumurtadan Pupaya			Yumurtadan Ergine						Pupadan Ergine		
						Dişiler			Erkekler					
			N	Gelişim Süresi	Standart Sapma	N	Gelişim Süresi	Standart Sapma	N	Gelişim Süresi	Standart Sapma	N	Gelişim Süresi	Standart Sapma
YE	YE1	0%	100	8260,1800	1475,19170	53	14948,6981	1268,69010	46	14692,8913	868,81273	3	6703,1775	193,84647
YE	YE10	0%	50	8061,1400	1097,94500	28	13802,5000	1217,45477	20	14484,8000	913,47996	3	6037,8028	232,67960
YE	YE11	0%	79	8444,2911	1020,00337	34	14446,0882	860,41728	32	14799,3438	1149,00433	3	6142,5099	125,48586
YE	YE15	0%	76	7921,6316	1062,85141	43	13975,3721	1169,76257	31	14099,1935	939,29308	3	6108,5949	125,32327
YE	YE17_B1	0%	81	8212,9259	856,67515	39	13883,0769	907,12665	41	14304,7805	931,67133	3	5884,3529	264,61217
YE	YE17_B2	0%	91	8224,5385	993,80936	47	14171,3830	635,90389	42	14479,5000	601,17102	3	6103,0667	92,78477
YE	YE23	0%	61	8477,8033	1007,80621	26	15001,2308	930,93954	34	15116,2647	1084,78361	3	6596,0632	86,94978
YE	YE27	0%	70	8029,1857	1326,74023	37	13450,6486	828,66681	25	14536,3200	1537,95735	3	5893,3885	351,15046
YE	YE28	0%	73	7452,1233	700,77235	33	13450,2727	990,40472	31	13549,5806	579,89676	3	5990,7644	84,68324
YE	YE29	0%	79	8800,7722	1082,13619	41	14834,9024	1013,45209	30	15140,5667	1178,22481	3	6184,3622	97,52631
YE	YE30	0%	67	8225,8806	1233,18255	29	14512,3103	804,68220	32	15078,0313	1092,64788	3	6596,7008	111,90786
YE	YE31	0%	76	8386,8816	1318,76336	35	14294,0000	889,41544	34	14648,6765	1036,91506	3	6063,4750	220,37435
YE	YE32	0%	82	7549,4390	676,47208	40	14274,9750	731,10256	37	14429,6216	436,09029	3	6795,1515	43,22432
YE	YE34	0%	87	8512,2874	1364,48956	45	14833,8889	1419,93862	40	15006,2500	981,18593	3	6221,3209	627,12702
YE	YE35	0%	83	8722,9518	1229,36416	38	14736,7895	1240,02738	33	15256,1818	1188,43859	3	6247,4857	105,74522
YE	YE4	0%	80	8448,0875	1266,93269	40	14599,8500	1129,91651	36	14467,0278	530,16609	3	6114,3949	235,64861
YE	YE5	0%	77	8108,0779	1155,92164	34	14090,9706	912,30828	40	14357,1500	652,13458	3	6135,5655	118,51315
CH	ÇH1	0%	69	8511,3188	1658,49948	26	13557,0000	701,50581	23	14287,6522	649,23855	3	5551,2362	372,42307
CH	ÇH10	0%	51	8883,3529	1823,85463	16	14588,9375	976,72626	23	15093,0870	1767,72936	3	5951,6190	76,37786

**Gelişim Süresi (Dakika)**

Populasyon	Soy Hattı	Doz	Yumurtadan Pupaya			Yumurtadan Ergine						Pupadan Ergine		
						Dişiler			Erkekler					
			N	Gelişim Süresi	Standart Sapma	N	Gelişim Süresi	Standart Sapma	N	Gelişim Süresi	Standart Sapma	N	Gelişim Süresi	Standart Sapma
CH	ÇH11	0%	55	8099,9091	1012,82246	17	14325,4706	874,21473	33	14911,3030	1159,78965	2	6618,2843	239,23779
CH	ÇH12	0%	62	8230,5968	1156,51725	25	14319,2800	986,71904	34	14681,5882	699,44507	3	6310,1847	303,50590
CH	ÇH13	0%	31	8149,0968	1748,56302	11	13971,5455	776,82641	8	14343,2500	1146,40478	3	5949,2063	359,82401
CH	ÇH14	0%	84	8086,3571	948,37511	43	14543,6047	766,10040	37	14555,0000	422,97702	3	6456,4148	163,37665
CH	ÇH15	0%	44	6715,1136	602,39994	26	12418,7308	590,64274	12	13347,7500	920,93955	3	5955,5178	96,58361
CH	ÇH16	0%	53	8820,1698	1293,72109	29	14223,6207	490,87949	14	14330,3571	430,36864	2	5607,6595	122,27032
CH	ÇH2	0%	73	7917,3973	663,74206	35	13903,8286	585,87308	29	14735,3103	1488,62768	3	5969,9672	308,30236
CH	ÇH3	0%	71	8103,8873	1166,34099	30	13615,1667	783,24617	35	14504,8286	1164,02917	3	6000,7205	113,45535
CH	ÇH4	0%	50	8332,8000	929,37095	24	14696,0000	682,68753	21	14402,0476	419,55232	3	6235,4887	178,24154
CH	ÇH5	0%	74	7983,8919	1278,18901	33	13667,1515	999,73462	34	14211,9412	799,04750	3	5958,6727	198,61470
CH	ÇH6	0%	46	7929,0652	834,80588	18	14034,1111	815,37785	20	14391,2500	816,13478	3	6298,7053	88,62169
CH	ÇH7	0%	84	7551,6905	665,70711	41	13354,8049	609,60279	40	13647,1750	1406,33347	3	5945,5564	120,13801
CH	ÇH9	0%	55	8635,9091	911,77617	27	14966,1111	722,82657	24	15344,5000	1045,76600	3	6521,5556	182,81300
CHR	CHR1	0%	70	8260,6286	581,03000	42	14202,2143	602,40544	24	14481,0417	601,66996	3	6217,3080	398,98380
CHR	CHR10	0%	73	8646,6438	913,53996	42	14509,1667	783,64399	28	14809,7857	716,04212	3	5967,7132	198,31320
CHR	CHR11	0%	48	8887,3958	974,65227	20	15051,2000	1133,07400	12	15303,0833	668,66073	3	5966,4618	398,99099
CHR	CHR12	0%	104	9574,5962	858,41482	49	15947,8571	755,91341	48	16429,8542	989,90790	3	6718,6104	56,83035
CHR	CHR13	0%	72	8632,6944	1510,24160	34	14128,1765	988,65009	25	14370,1600	1178,22828	3	5604,2100	110,87711
CHR	CHR14	0%	77	8377,1039	850,72074	40	14343,9750	1177,13214	34	14663,2059	1026,98056	3	6064,3141	138,73199
CHR	CHR3	0%	58	8234,7931	1310,27233	26	14319,6154	1477,56294	27	13603,5185	663,72297	3	5753,8713	195,57230
CHR	CHR4	0%	72	7902,2639	762,79248	43	14017,1395	809,14828	29	14311,2414	730,17198	3	6244,5926	130,63668
CHR	CHR5	0%	74	7449,2973	922,08557	38	13228,9474	498,10229	35	13814,9714	840,69066	3	5889,7662	252,65223
CHR	CHR6	0%	76	9053,5263	1089,11338	40	14805,9250	760,51290	26	15049,7692	878,12092	3	5830,7505	219,69292

Gelişim Süresi (Dakika)														
Populasyon	Soy Hattı	Doz	Yumurtadan Pupaya			Yumurtadan Ergine						Pupadan Ergine		
						Dişiler			Erkekler					
			N	Gelişim Süresi	Standart Sapma	N	Gelişim Süresi	Standart Sapma	N	Gelişim Süresi	Standart Sapma	N	Gelişim Süresi	Standart Sapma
CHR	CHR7	0%	91	8263,8462	917,41380	55	14253,2545	878,57313	35	14551,7143	696,65345	3	6033,1853	60,26735
CHR	CHR8	0%	42	8955,0000	1460,44210	22	15635,5000	1365,13707	15	15046,3333	1118,36626	3	6290,5079	578,20726
CHR	CHR9	0%	93	8914,4624	1358,83208	43	15180,6977	1214,96099	43	15532,5349	1290,81160	2	6215,7040	44,96630
KU	K10	0%	76	8391,1842	1413,14515	34	14445,9118	591,89124	34	14720,9412	1249,11768	3	6206,3314	275,03932
KU	K12	0%	84	9043,6548	1354,26523	37	15117,4054	815,23325	34	15185,5000	891,95003	2	6248,4845	,93110
KU	K13	0%	72	7819,5417	1138,25619	24	14156,2917	1003,51380	39	14293,0513	944,95823	3	6187,2746	115,65064
KU	K14	0%	73	7832,0548	750,65431	37	13485,9459	704,06968	35	14058,4000	914,45294	3	6497,3389	153,87783
KU	K15	0%	33	7131,9091	751,24078	18	12719,7222	279,42542	13	13202,4615	1143,44994	3	5808,0256	227,40132
KU	K1F	0%	51	7501,5294	611,65364	27	13738,0370	894,18383	21	13913,8095	565,63130	3	5806,5641	172,60012
KU	K2	0%	51	7612,3137	946,89584	31	13627,8710	1202,00166	17	13950,8235	522,33278	3	6126,1271	9,69620
KU	K3	0%	66	8328,5152	1528,63707	30	14197,6667	1253,21177	31	14277,6129	634,83025	3	5637,4283	186,42072
KU	K4	0%	81	8176,1728	1204,39841	38	13701,2105	730,76647	31	14167,5484	975,74795	3	5721,2474	87,36321
KU	K5	0%	77	8253,9091	1398,91524	29	14367,2759	731,18148	43	14447,7907	986,87095	3	6181,0273	30,94672
KU	K6	0%	73	8239,7397	1314,48079	39	14376,2308	1470,79487	31	14619,5806	1372,58325	3	6244,6862	59,47703
KU	K7	0%	69	8178,5507	1269,49188	32	14334,3750	1071,50045	28	14528,1429	1107,48168	3	6237,1244	174,84080
KU	K8	0%	50	7939,7200	1144,11565	27	14395,1852	898,85624	22	15067,4545	977,83569	3	6590,9003	165,48561
KU	K9	0%	89	8590,8539	847,20898	39	14736,6410	892,06462	47	15067,8723	899,59898	3	6366,8124	143,62185
HA	HA1	0%	44	7918,3182	713,98237	25	14179,2000	566,63988	18	14452,8889	341,69214	3	6396,3059	160,40880
HA	HA10	0%	67	8415,2388	1132,57759	33	14609,0909	898,84493	24	14995,7500	655,99292	3	6430,0644	203,11477
HA	HA12	0%	44	8194,1818	1329,48049	24	13933,2500	830,53578	15	14224,0667	780,16330	3	5900,4968	194,11839
HA	HA13	0%	81	7679,9136	819,37260	35	13320,0000	610,89491	42	13819,3810	804,86781	3	5925,1303	109,37672
HA	HA15	0%	51	7967,8824	718,28211	27	14047,7778	863,89553	18	14527,3333	868,27916	3	6330,0141	174,11398
HA	HA2	0%	35	8028,8000	979,84827	10	13901,9000	861,88353	19	14032,0526	641,16617	3	5979,0707	382,06017

**Gelişim Süresi (Dakika)**

Populasyon	Soy Hattı	Doz	Yumurtadan Pupa			Yumurtadan Ergine						Pupadan Ergine		
						Dişiler			Erkekler					
			N	Gelişim Süresi	Standart Sapma	N	Gelişim Süresi	Standart Sapma	N	Gelişim Süresi	Standart Sapma	N	Gelişim Süresi	Standart Sapma
HA	HA3	0%	67	8293,5970	915,28944	29	14212,7931	815,67852	33	14489,0303	820,09548	3	6058,9455	73,24168
HA	HA4	0%	23	8825,9130	1792,27955	5	14815,0000	1616,08215	6	14228,3333	470,34696	2	5605,7143	375,77675
HA	HA5	0%	63	8198,3492	943,68280	34	14172,9412	692,20731	24	14486,0417	1069,89664	3	6081,7103	164,96984
HA	HA6	0%	84	8707,3690	1111,31640	46	14732,8696	780,13921	30	14893,8000	901,20744	3	6243,5802	348,90458
HA	HA8	0%	43	8203,5349	1533,40282	18	14637,3333	1008,59868	18	14810,6667	905,28416	3	6517,6330	49,34746
HA	HA9	0%	69	8493,4638	924,38438	36	14776,0556	761,92729	30	14788,1000	855,25210	3	6295,6699	103,99943
YE	YE1	2%	82	13118,0000	2112,28744	32	20123,7500	1553,41183	42	19656,7619	954,24698	3	6893,1852	274,36431
YE	YE10	2%	21	13396,2857	1677,40744	6	20041,3333	1623,09959	10	19835,7000	1114,62979	3	6442,9683	502,02471
YE	YE11	2%	61	12786,8033	2726,99975	29	18974,7931	1379,76347	19	19073,2632	1125,16976	3	6575,2732	192,38237
YE	YE15	2%	57	14159,1404	2696,71737	22	20738,5000	1802,91163	28	20038,6429	1941,68947	3	6307,9727	869,48125
YE	YE17_B1	2%	71	12748,5915	1591,88828	37	19735,1622	1929,57434	27	19270,3704	872,41663	3	6778,9335	210,66721
YE	YE17_B2	2%	75	14119,0400	3089,99662	32	20169,1250	1647,11276	27	20084,8519	1365,94523	3	6442,1638	449,78289
YE	YE23	2%	20	15285,8500	3314,78051	7	21474,4286	1977,38690	7	20685,5714	2543,83987	3	6432,8571	922,70344
YE	YE27	2%	39	12941,1538	2016,71286	15	19093,0667	1811,33832	16	19534,7500	1393,71568	2	6190,9441	984,75745
YE	YE28	2%	52	14320,3077	2564,80950	17	21092,0588	2028,60948	15	20546,1333	2735,32301	3	6547,1880	373,25131
YE	YE29	2%	22	17269,5909	3436,16760	6	22879,3333	2414,64280	4	23849,2500	2424,15571	3	6659,7917	147,81525
YE	YE30	2%	19	13152,6316	1760,98682	7	20585,8571	1724,15462	10	20113,1000	1863,19316	2	6960,5000	361,33157
YE	YE31	2%	33	13889,0606	2169,16853	13	21075,5385	1752,05444	16	19828,0625	1426,79924	3	6451,7917	329,06989
YE	YE32	2%	38	13241,9737	2499,53697	11	20742,2727	1951,30967	22	19673,0909	1180,00674	3	6802,2674	629,83004
YE	YE34	2%	69	12823,2899	3196,36063	31	19186,9355	2173,94810	27	18848,8889	2527,10641	3	6470,9504	333,26717
YE	YE35	2%	39	14138,1026	2261,99523	17	20972,4118	1252,36801	12	19417,7500	1837,20257	3	6121,4498	287,68557
YE	YE4	2%	57	15608,2807	3443,74494	21	21708,0476	2516,61027	23	21901,8261	2804,52726	3	6521,7970	163,21329
YE	YE5	2%	49	13403,5714	2431,98295	25	20133,2000	1619,78540	19	20014,5789	2733,02755	3	6699,0892	276,31908



**Gelişim Süresi (Dakika)**

Populasyon	Soy Hattı	Doz	Yumurtadan Pupaya			Yumurtadan Ergine						Pupadan Ergine		
						Dişiler			Erkekler					
			N	Gelişim Süresi	Standart Sapma	N	Gelişim Süresi	Standart Sapma	N	Gelişim Süresi	Standart Sapma	N	Gelişim Süresi	Standart Sapma
CH	ÇH1	2%	36	13723,9444	2380,83147	14	19344,5714	2072,79955	10	20478,0000	1598,23131	3	6007,6131	1362,53441
CH	ÇH10	2%	27	15438,4815	3168,39501	10	21303,4000	1548,78068	4	20102,5000	1536,07411	3	5574,0842	1025,84837
CH	ÇH11	2%	43	13946,9767	2398,76686	11	19782,3636	1468,82976	21	20598,2381	1924,49523	3	6403,9536	904,25352
CH	ÇH12	2%	52	16125,7308	3171,10972	13	21641,2308	2287,68588	12	21579,0000	2320,95078	3	5647,4140	820,57743
CH	ÇH13	2%	25	17594,9200	4054,43574	10	21941,6000	1809,97312	4	23649,0000	2527,10163	2	5197,5000	1125,47829
CH	ÇH14	2%	40	14856,4000	1884,17519	16	21649,3750	1715,66092	12	20889,1667	934,83473	3	6523,7695	477,74362
CH	ÇH15	2%	28	13114,8929	2553,29428	9	19349,0000	1855,75241	11	19438,5455	1221,65776	3	6042,6667	1413,61255
CH	ÇH16	2%	38	13762,4211	2653,32227	13	20398,4615	2214,61436	11	20304,0000	2318,15901	2	5943,3333	89,56686
CH	ÇH2	2%	31	14930,9355	3240,43271	12	21110,3333	1971,10469	13	21044,3846	2218,77814	3	6796,4901	547,08984
CH	ÇH3	2%	50	14325,5000	2111,70200	16	20451,0625	2072,89776	16	21380,0000	2062,25100	3	6862,0068	329,13896
CH	ÇH4	2%	41	14583,3415	1929,36161	18	21994,9444	1855,20018	13	20715,7692	1291,39880	3	6832,5397	423,38513
CH	ÇH5	2%	38	12969,3684	1444,17468	11	19842,3636	1624,81219	17	19345,5294	1116,80952	3	6553,5596	371,69720
CH	ÇH6	2%	43	14096,8372	2886,81463	7	19924,8571	1215,75689	15	20973,4000	1211,44647	3	6584,9567	955,63894
CH	ÇH7	2%	61	13249,1803	2507,07552	24	19567,4167	2245,59238	27	19864,3333	1901,66577	3	6687,0170	426,89280
CH	ÇH9	2%	41	16628,4878	3559,30505	10	23073,2000	1465,26780	15	21879,7333	1818,24529	3	6724,6364	213,10772
CHR	CHR1	2%	62	13466,8710	1864,39773	22	19846,1364	1243,49359	19	20185,4211	1852,56733	3	6536,6821	200,00386
CHR	CHR10	2%	46	11999,8261	2519,53021	12	18329,5833	1532,86152	24	18327,7083	1276,14997	3	6229,3290	409,41550
CHR	CHR11	2%	22	20215,6818	3484,88986	4	24952,2500	3583,72854	-	-	-	1	6240,0000	-
CHR	CHR12	2%	73	14644,2466	1251,65718	30	21540,3000	1436,30244	26	21351,3846	1101,60716	2	6869,4354	259,41684
CHR	CHR13	2%	43	13676,1395	2814,93816	12	20103,0000	2027,96100	13	19372,7692	1279,88269	3	6364,5714	186,68494
CHR	CHR14	2%	42	13832,7143	2331,40370	12	19629,3333	1134,60312	16	20395,0000	1818,60342	3	6441,0769	152,16520
CHR	CHR3	2%	40	13049,7250	2620,96608	15	19790,0000	2385,80112	15	18973,7333	999,29893	3	6338,4103	491,94266
CHR	CHR4	2%	36	13021,7500	1706,42579	13	19699,5385	1711,11848	12	19163,5000	1233,35054	3	6463,8597	224,60568

**Gelişim Süresi (Dakika)**

Populasyon	Soy Hattı	Doz	Yumurtadan Pupaya			Yumurtadan Ergine						Pupadan Ergine		
						Dişiler			Erkekler					
			N	Gelişim Süresi	Standart Sapma	N	Gelişim Süresi	Standart Sapma	N	Gelişim Süresi	Standart Sapma	N	Gelişim Süresi	Standart Sapma
CHR	CHR5	2%	68	14355,6618	2072,16337	26	21469,0385	2395,63068	18	20120,1111	1454,72516	3	6579,3542	278,67755
CHR	CHR6	2%	33	15099,0000	1813,92959	14	21295,3571	1925,77535	12	21390,5833	1002,60565	3	6218,9167	804,54882
CHR	CHR7	2%	55	15116,8545	2831,55386	23	21295,6087	1405,56558	21	21258,8095	1254,67062	3	6328,9824	660,41072
CHR	CHR8	2%	36	14301,3889	2613,14742	12	20911,7500	2146,53383	17	20762,0588	1718,42411	2	6355,8214	794,33345
CHR	CHR9	2%	70	15682,4143	2040,87720	16	21915,8750	1716,14816	18	21811,0556	1518,78142	3	6107,3439	333,32703
KU	K10	2%	19	17128,2105	4054,26459	3	22070,6667	1817,82297	3	21030,6667	1597,49846	3	5621,5933	647,73408
KU	K12	2%	28	16089,1786	3418,63504	7	20978,0000	805,06832	12	21403,5000	2023,99908	3	5842,0000	1611,98387
KU	K13	2%	50	14024,2800	3087,90118	21	20121,8571	2287,31205	17	21191,5882	2530,75367	3	5647,8571	921,93000
KU	K14	2%	63	12548,0476	1975,98825	25	19544,3600	1577,90969	30	18935,4333	1691,32025	3	6870,5000	347,45623
KU	K15	2%	45	12889,3778	2496,06613	14	19727,4286	1811,96271	24	18775,5000	975,87940	3	6660,1780	276,51561
KU	K1F	2%	28	15987,1071	2891,95632	7	20637,5714	1954,35137	12	23117,9167	3021,02170	3	6287,4892	330,80493
KU	K2	2%	42	12547,8810	1696,21897	16	20525,3750	2138,64973	21	19130,6667	1318,13832	3	7140,2145	336,95317
KU	K3	2%	30	15590,2667	5455,52851	7	19672,0000	1068,75301	11	21210,1818	1630,91102	3	6298,0873	456,94823
KU	K4	2%	43	12518,3023	2517,92797	16	19420,5000	1850,37567	19	18219,0000	1561,92225	3	6267,0278	70,22072
KU	K5	2%	57	14005,2456	1955,67053	24	21087,8750	2081,59780	27	20859,7407	2192,02568	3	6918,5644	309,02350
KU	K6	2%	45	13033,5556	1950,63324	21	19667,8571	2005,63056	13	19991,9231	2281,69303	3	6775,7391	53,69843
KU	K7	2%	27	14309,7778	2911,12571	8	20416,2500	2122,97983	12	20678,6667	2722,50684	3	6097,5397	1390,76808
KU	K8	2%	41	14832,7805	3160,65656	14	21980,5000	1820,12678	17	20280,7059	1210,58342	3	6903,8989	534,65885
KU	K9	2%	24	16047,0000	3598,34255	9	22002,4444	1524,67440	6	19964,0000	1844,38933	2	5319,1429	148,29039
HA	HA1	2%	38	15472,6842	2150,82703	13	22420,0000	1972,38113	15	21713,2667	1192,48914	2	6417,9988	94,96823
HA	HA10	2%	52	14243,5577	2811,28203	13	21289,3077	2000,73038	23	19965,7826	1387,87267	3	6339,3750	325,41380
HA	HA12	2%	17	15048,5882	2284,22999	4	21079,7500	765,91008	9	21340,1111	1690,74891	3	6053,3333	1245,36474
HA	HA13	2%	47	11958,8936	1730,48439	20	18973,0500	1722,88300	17	18583,4706	1873,25232	3	6828,8366	186,26205

Gelişim Süresi (Dakika)														
Populasyon	Soy Hattı	Doz	Yumurtadan Pupaya			Yumurtadan Ergine						Pupadan Ergine		
						Dişiler			Erkekler					
			N	Gelişim Süresi	Standart Sapma	N	Gelişim Süresi	Standart Sapma	N	Gelişim Süresi	Standart Sapma	N	Gelişim Süresi	Standart Sapma
HA	HA15	2%	48	12456,5000	3088,66296	23	19307,1739	2603,57607	15	18476,2000	1495,50217	3	6517,9165	289,05253
HA	HA2	2%	18	15750,2222	3118,80393	6	20986,0000	1327,78718	5	20524,8000	2524,72953	3	5428,5317	324,77361
HA	HA3	2%	40	13345,0500	2701,28225	15	20059,6000	2009,02925	20	19431,1000	1235,35339	3	6705,8911	277,91736
HA	HA4	2%	15	11579,0000	3426,56356	-	-	-	3	19730,0000	2444,61592	3	5633,3333	1094,41004
HA	HA5	2%	28	15349,3214	2522,86110	5	20503,0000	779,13734	8	19931,7500	1,38873	2	5549,7222	353,16055
HA	HA6	2%	61	15450,6557	2985,98899	24	23171,5000	2711,10273	28	20782,5000	1446,90890	3	6568,1193	392,48826
HA	HA8	2%	30	14879,1333	2649,28723	4	20728,2500	1405,37572	8	20128,3750	1145,93205	2	6119,5000	249,60869
HA	HA9	2%	40	13875,2000	2749,20153	13	19682,7692	1538,31413	22	20345,1364	1592,11253	3	6292,5298	991,12104
YE	YE1	3%	48	14589,5208	2171,50746	27	21365,4074	1505,01271	15	21935,8000	1961,22546	2	6509,2094	594,37467
YE	YE10	3%	7	14642,1429	2033,24695	3	21521,0000	3860,88228	3	21102,3333	681,86240	3	6810,0000	807,63544
YE	YE11	3%	31	14695,4516	2086,66113	12	20338,5833	1588,58150	9	21168,2222	2455,85391	3	6164,7285	347,24846
YE	YE15	3%	6	15004,0000	1469,23749	3	22502,0000	1667,96523	3	21226,0000	2194,19393	3	7035,0000	324,19130
YE	YE17_B1	3%	40	14846,2000	2587,30684	19	21872,8421	1871,58071	14	20105,5714	2277,75668	3	6431,9216	299,97336
YE	YE17_B2	3%	28	16613,2857	4219,22609	7	22190,8571	1818,11857	12	21164,0000	2213,40495	3	6021,5124	631,74334
YE	YE23	3%	7	18256,4286	3747,94574	3	22688,0000	692,82032	-	-	-	-	-	-
YE	YE27	3%	18	14162,4444	2316,25444	7	20176,0000	1822,92622	5	20514,4000	1914,78323	3	6193,7143	1028,86710
YE	YE28	3%	19	17338,0000	2746,71638	4	22834,5000	1403,65345	5	23758,4000	2089,59142	3	5636,5714	1385,22772
YE	YE29	3%	7	17479,1429	4513,07118	2	19978,5000	277,89297	-	-	-	-	-	-
YE	YE30	3%	10	14229,8000	2688,07948	-	-	-	4	20206,0000	1384,94813	2	6950,5000	437,69910
YE	YE31	3%	8	15970,0000	2047,01650	-	-	-	5	22518,8000	2157,51494	-	-	-
YE	YE32	3%	12	15295,7500	2133,77464	4	22440,5000	2311,29423	4	21660,5000	1079,59267	3	6740,0000	236,39797
YE	YE34	3%	44	14210,4091	2465,28956	18	21778,1111	2420,45156	21	20039,3333	1792,10799	3	6615,4762	276,89637
YE	YE35	3%	19	16156,1579	2883,39315	5	21736,6000	1717,88032	5	20873,6000	855,59821	3	5264,9167	1154,57461

Gelişim Süresi (Dakika)														
Populasyon	Soy Hattı	Doz	Yumurtadan Pupaya			Yumurtadan Ergine						Pupadan Ergine		
						Dişiler			Erkekler					
			N	Gelişim Süresi	Standart Sapma	N	Gelişim Süresi	Standart Sapma	N	Gelişim Süresi	Standart Sapma	N	Gelişim Süresi	Standart Sapma
YE	YE4	3%	16	19230,3125	3458,46657	4	26455,5000	2971,99490	7	24108,0000	1522,44748	3	5521,5833	553,53381
YE	YE5	3%	39	14766,6923	2039,82822	20	21373,6500	1937,83586	13	21284,3077	1544,10953	3	6561,7436	180,58847
CH	ÇH1	3%	26	15334,4231	1883,44340	14	22533,3571	2300,95551	6	21973,5000	1317,34836	3	7005,3333	124,02150
CH	ÇH10	3%	12	16990,0000	4243,44294	5	21958,2000	3768,98086	-	-	-	-	-	-
CH	ÇH11	3%	35	15045,5143	1752,14941	13	21128,0000	1574,63567	11	21863,1818	998,31566	3	6465,3753	279,89394
CH	ÇH12	3%	21	17476,1429	3387,23974	8	23248,8750	1893,37359	4	22289,2500	3094,91846	3	6021,1111	95,58785
CH	ÇH13	3%	17	18024,6471	2946,10741	7	22651,5714	1445,04739	-	-	-	3	5108,8889	435,24365
CH	ÇH14	3%	18	17250,5556	3327,44354	5	23902,2000	2179,41384	3	22864,6667	3095,85616	3	6928,0000	365,90709
CH	ÇH15	3%	22	15583,2273	1966,32754	9	22127,1111	1791,13340	11	22006,9091	2247,33640	3	6193,5238	1055,86043
CH	ÇH16	3%	23	16366,3043	2222,60360	7	23715,2857	2056,99495	5	22534,2000	2351,71229	3	7007,5556	650,87474
CH	ÇH2	3%	29	16056,7931	2106,07294	10	22469,8000	1816,79228	6	21491,3333	1320,99034	3	6261,4596	1118,05633
CH	ÇH3	3%	18	16487,1667	3487,33175	4	23414,5000	2246,35713	5	21719,8000	3196,39996	2	6344,8571	960,45304
CH	ÇH4	3%	22	17383,0455	2335,83898	7	24759,7143	2169,90704	3	24063,0000	723,99793	2	7216,6667	374,76659
CH	ÇH5	3%	5	13854,6000	1494,51858	-	-	-	4	20947,0000	1812,16059	3	7231,6667	131,56114
CH	ÇH6	3%	26	16070,5385	2659,64939	3	20179,6667	1397,66961	9	21825,6667	1310,03979	3	5412,5549	508,13745
CH	ÇH7	3%	29	15526,3448	2807,30332	12	21859,9167	2836,22542	10	22299,2000	1903,23519	3	6747,0130	704,91190
CH	ÇH9	3%	20	17968,5500	2404,12559	5	24447,2000	2599,31399	5	24062,8000	2108,40632	2	6918,3750	389,79261
CHR	CHR1	3%	17	16747,7059	1508,17861	6	22666,6667	1948,42641	4	23715,7500	1289,83342	3	6304,2322	132,61348
CHR	CHR10	3%	22	14989,2727	2025,60042	9	21929,3333	2053,50006	8	21295,3750	1464,41397	3	6589,2121	535,94034
CHR	CHR11	3%	9	20617,7778	5093,96903	2	23098,5000	,70711	2	24177,5000	168,99852	1	5600,0000	-
CHR	CHR12	3%	22	17766,7273	2729,48911	4	22746,2500	1179,68255	5	24320,0000	1676,89221	4	6261,0150	948,79531
CHR	CHR13	3%	30	15603,9667	2176,16880	9	21677,7778	1932,13171	6	22001,0000	1494,80032	3	5869,2308	778,79102
CHR	CHR14	3%	17	16428,8235	2944,53707	6	21522,3333	2212,29308	4	23164,0000	2871,76694	3	5985,4545	1104,85630

Gelişim Süresi (Dakika)														
Populasyon	Soy Hattı	Doz	Yumurtadan Pupaya			Yumurtadan Ergine						Pupadan Ergine		
						Dişiler			Erkekler					
			N	Gelişim Süresi	Standart Sapma	N	Gelişim Süresi	Standart Sapma	N	Gelişim Süresi	Standart Sapma	N	Gelişim Süresi	Standart Sapma
CHR	CHR3	3%	29	14673,5517	2501,71632	10	20385,8000	2032,51742	12	20773,3333	1683,52073	3	5705,9596	536,89106
CHR	CHR4	3%	7	14789,4286	2002,57000	4	20379,7500	895,50037	-	-	-	3	5898,3333	1212,85132
CHR	CHR5	3%	22	17174,5000	2105,88115	9	23665,1111	1601,66089	2	22701,0000	0,00000	3	6651,1746	219,00499
CHR	CHR6	3%	11	18486,9091	2277,67375	3	25176,3333	771,28486	4	24249,2500	1716,92018	3	6832,7500	469,60509
CHR	CHR7	3%	22	18174,7727	1955,50176	6	23759,5000	1095,14889	4	23322,5000	1097,02826	3	5485,8968	264,44622
CHR	CHR8	3%	17	14660,7647	2622,21027	7	21453,7143	1711,49084	6	20281,3333	1497,94535	3	6223,8095	535,25758
CHR	CHR9	3%	24	17077,5833	2965,67408	3	22096,0000	691,09478	5	22895,0000	1429,17039	3	6347,3377	1314,23864
KU	K10	3%	8	17894,0000	3297,83323	2	22154,0000	1016,81955	-	-	-	3	6408,7500	738,25279
KU	K12	3%	17	16831,2941	3356,91363	-	-	-	8	21239,3750	1354,77103	2	4410,0000	127,27922
KU	K13	3%	34	15862,2647	3611,12853	9	21467,3333	2510,27922	12	21780,5833	2264,35909	2	5375,5000	204,35386
KU	K14	3%	45	14205,5778	2214,36265	15	20620,6000	1634,81213	16	19901,3125	1017,10804	3	6227,1484	678,19874
KU	K15	3%	17	15248,8824	2334,71826	4	22956,5000	3217,07616	6	22286,0000	2381,08799	3	6126,9353	216,88755
KU	K1F	3%	16	17068,3750	2398,08387	6	23191,1667	1343,65091	5	22399,0000	2078,29678	2	6820,0000	820,24387
KU	K2	3%	27	14543,0741	2724,12388	12	20509,3333	1637,42455	8	20930,5000	2849,38645	3	6217,9394	745,98075
KU	K3	3%	7	19928,1429	6185,84657	2	23051,0000	2044,95281	-	-	-	2	5840,0000	91,92388
KU	K4	3%	33	15960,9394	1774,48679	21	23049,1905	2044,37114	4	21296,7500	1949,38510	3	6776,4600	344,57319
KU	K5	3%	31	16545,0323	2840,03028	6	21434,6667	2295,97872	12	22094,0000	1718,64841	2	6630,9083	198,47309
KU	K6	3%	12	14173,0000	2179,73059	3	19702,3333	827,86372	4	19588,7500	1311,80420	3	4733,6667	1345,39226
KU	K7	3%	21	16180,5714	2192,05779	7	22708,5714	2103,82928	9	22905,0000	2716,65764	3	6783,1190	281,78431
KU	K8	3%	22	17648,7273	3150,61846	4	22903,0000	680,00147	9	23382,5556	1684,63691	3	6734,0000	627,11721
KU	K9	3%	7	17956,7143	2802,67061	3	21796,0000	1440,00104	-	-	-	2	4710,0000	212,13203
HA	HA1	3%	7	19219,2857	2442,24178	2	23821,0000	1032,37590	-	-	-	-	-	-
HA	HA10	3%	30	16093,4333	3451,81395	7	22527,2857	1533,01976	5	21198,0000	1134,61976	3	6586,6667	947,69897

**Gelişim Süresi (Dakika)**

Populasyon	Soy Hattı	Doz	Yumurtadan Pupaya			Yumurtadan Ergine						Pupadan Ergine		
						Dişiler			Erkekler					
			N	Gelişim Süresi	Standart Sapma	N	Gelişim Süresi	Standart Sapma	N	Gelişim Süresi	Standart Sapma	N	Gelişim Süresi	Standart Sapma
HA	HA12	3%	37	13962,4865	1864,27350	13	20115,0000	1363,11255	14	20112,0000	1241,12666	3	6129,5268	82,91890
HA	HA13	3%	34	14668,1765	2843,42511	13	20603,7692	1407,41839	9	20110,6667	1499,40046	3	5884,5377	801,43825
HA	HA15	3%	15	16107,6667	3745,17455	4	20999,0000	2834,76701	5	21389,4000	861,79974	3	5970,6667	1207,45241
HA	HA2	3%	8	15580,7500	1751,43074	2	23104,5000	2059,80205	2	21628,0000	2088,79343	3	7035,0000	968,14255
HA	HA3	3%	17	17285,2353	3935,23475	4	22216,5000	2465,72457	5	22979,4000	1664,50602	3	6530,5714	717,03154
HA	HA4	3%	18	14154,1667	2425,64471	4	21168,2500	1761,23941	5	19713,0000	1898,88322	3	5654,1667	699,77824
HA	HA5	3%	8	16036,5000	1319,14290	2	23038,5000	1755,74614	-	-	-	2	5725,0000	544,47222
HA	HA6	3%	18	18204,1667	2661,01277	5	27430,8000	1439,50016	9	23671,0000	1479,21626	3	6661,1429	368,03017
HA	HA8	3%	7	14790,5714	3687,29715	-	-	-	3	20550,6667	831,67321	-	-	-
HA	HA9	3%	24	15532,0000	2126,41540	8	21952,1250	1878,67829	10	22234,0000	1781,90928	3	6612,4762	347,47842

**Çizelge Ek3.** Soy hatlarının farklı tuz konsantrasyonlarında yumurtalardan gelişen pupa ve ergin sayıları ile yüzde olarak yaşayabilirliklerini ve soy hatlarının genotipini gösteren çizelge.

Populasyon	Soy Hattı	Yaşayabilirlik								
		Y-P			Y-E			P-E		
		0%	2%	3%	0%	2%	3%	0%	2%	3%
CHR	CHR1	58%	51%	14%	56%	29%	8%	96%	57%	59%
CHR	CHR3	48%	33%	24%	43%	25%	19%	91%	75%	79%
CHR	CHR4	60%	30%	6%	60%	21%	3%	100%	69%	57%
CHR	CHR5	63%	57%	18%	61%	38%	9%	96%	68%	50%
CHR	CHR6	63%	28%	9%	55%	22%	6%	87%	79%	64%
CHR	CHR7	77%	46%	18%	75%	37%	10%	98%	80%	55%
CHR	CHR8	37%	30%	14%	31%	24%	11%	84%	81%	76%
CHR	CHR9	78%	58%	20%	73%	28%	8%	94%	49%	38%
CHR	CHR10	61%	38%	18%	58%	31%	15%	96%	80%	82%
CHR	CHR11	43%	18%	8%	28%	5%	3%	65%	29%	44%
CHR	CHR12	87%	61%	18%	82%	47%	8%	94%	77%	43%
CHR	CHR13	60%	36%	25%	49%	22%	13%	82%	60%	50%
CHR	CHR14	64%	35%	14%	62%	23%	8%	96%	67%	59%
HA	HA1	37%	32%	6%	36%	24%	3%	98%	76%	43%
HA	HA2	29%	15%	8%	24%	9%	3%	83%	61%	44%
HA	HA3	56%	33%	14%	52%	29%	8%	93%	88%	53%
HA	HA4	20%	13%	15%	9%	6%	8%	46%	47%	56%
HA	HA5	53%	23%	7%	48%	17%	3%	92%	71%	38%
HA	HA6	70%	51%	15%	65%	45%	12%	93%	89%	78%
HA	HA8	36%	25%	6%	30%	10%	3%	84%	40%	43%

Populasyon	Soy Hattı	Yaşayabilirlik								
		Y-P			Y-E			P-E		
		0%	2%	3%	0%	2%	3%	0%	2%	3%
HA	HA9	58%	33%	20%	55%	29%	15%	96%	88%	75%
HA	HA10	56%	43%	25%	48%	30%	11%	87%	69%	43%
HA	HA12	37%	14%	31%	33%	11%	23%	89%	76%	76%
HA	HA13	68%	39%	28%	64%	31%	18%	95%	79%	65%
HA	HA15	43%	38%	12%	38%	32%	8%	90%	83%	71%
YE	YE1	84%	68%	40%	84%	63%	35%	100%	91%	88%
YE	YE4	67%	47%	13%	63%	38%	9%	95%	80%	69%
YE	YE5	64%	41%	33%	62%	37%	28%	96%	90%	85%
YE	YE10	42%	18%	6%	40%	13%	5%	96%	76%	86%
YE	YE11	64%	50%	26%	50%	43%	18%	78%	87%	68%
YE	YE15	63%	48%	5%	62%	43%	5%	97%	91%	100%
YE	YE17	72%	60%	28%	71%	52%	22%	99%	86%	78%
YE	YE23	51%	17%	6%	50%	12%	3%	98%	70%	57%
YE	YE27	58%	33%	15%	52%	27%	10%	89%	82%	67%
YE	YE28	61%	43%	16%	55%	30%	8%	90%	69%	47%
YE	YE29	67%	18%	6%	61%	8%	2%	91%	45%	29%
YE	YE30	56%	16%	8%	51%	14%	4%	91%	89%	50%
YE	YE31	64%	28%	7%	58%	24%	4%	91%	88%	63%
YE	YE32	68%	32%	10%	64%	28%	7%	94%	87%	67%
YE	YE34	73%	58%	37%	71%	48%	33%	97%	84%	91%
YE	YE35	69%	33%	16%	59%	24%	8%	86%	74%	53%
CH	ÇH1	58%	30%	23%	42%	20%	18%	72%	67%	78%
CH	ÇH2	65%	34%	24%	53%	22%	13%	82%	63%	55%



Populasyon	Soy Hattı	Yaşayabilirlik								
		Y-P			Y-E			P-E		
		0%	2%	3%	0%	2%	3%	0%	2%	3%
CH	ÇH3	59%	42%	14%	54%	27%	8%	92%	64%	53%
CH	ÇH4	42%	34%	18%	38%	26%	8%	92%	76%	45%
CH	ÇH5	62%	32%	4%	56%	23%	4%	91%	74%	100%
CH	ÇH6	38%	35%	22%	32%	22%	10%	83%	62%	46%
CH	ÇH7	70%	51%	24%	68%	43%	18%	96%	85%	76%
CH	ÇH8	46%	34%	17%	43%	21%	8%	93%	61%	50%
CH	ÇH10	43%	23%	10%	33%	13%	4%	76%	56%	42%
CH	ÇH11	46%	36%	29%	43%	28%	20%	95%	77%	69%
CH	ÇH12	52%	43%	18%	49%	21%	10%	95%	48%	57%
CH	ÇH13	28%	21%	14%	17%	16%	8%	61%	76%	53%
CH	ÇH14	70%	33%	15%	67%	23%	7%	95%	70%	44%
CH	ÇH15	37%	23%	18%	33%	18%	17%	89%	75%	91%
CH	ÇH16	44%	32%	19%	36%	20%	10%	81%	63%	52%
KU	K1F	43%	24%	13%	40%	16%	9%	94%	66%	69%
KU	K2	43%	35%	23%	40%	32%	17%	94%	90%	74%
KU	K3	58%	23%	6%	52%	16%	3%	89%	68%	43%
KU	K4	68%	36%	28%	58%	30%	21%	86%	84%	76%
KU	K5	64%	48%	26%	60%	43%	15%	94%	91%	58%
KU	K6	61%	38%	10%	58%	28%	7%	96%	76%	67%
KU	K7	58%	23%	18%	51%	17%	13%	88%	74%	73%
KU	K8	43%	34%	18%	41%	26%	12%	96%	76%	67%
KU	K9	74%	20%	6%	72%	13%	3%	97%	67%	57%
KU	K10	66%	16%	7%	57%	5%	3%	86%	32%	38%

Populasyon	Soy Hattı	Yaşayabilirlik								
		Y-P			Y-E			P-E		
		0%	2%	3%	0%	2%	3%	0%	2%	3%
KU	K11	70%	25%	14%	60%	17%	8%	86%	67%	53%
KU	K12	60%	42%	28%	53%	32%	17%	89%	76%	59%
KU	K13	62%	53%	38%	60%	46%	26%	97%	87%	69%
KU	K15	28%	38%	14%	26%	33%	8%	94%	87%	59%



